

'N VERGELYKENDE STUDIE VAN TEMPERATUUR AS 'N EKOLOGIESE
FAKTOR BY DIE VARSWATERSLAKSPESIES
LYMNAEA NATALENSIS KRAUSS EN BULINUS (BULINUS) TROPICUS (KRAUSS)
MOLLUSCA : BASOMMATOPHORA)

deur

J. F. PRINSLOO

INSTITUUT VIR DIERKUNDIGE NAVORSING,

DEPARTEMENT DIERKUNDE,

POTCHEFSTROOMSE UNIVERSITEIT VIR C.H.O.

POTCHEFSTROOM

VERHANDELING

AANGEBIED TER GEDEELTELIKE VOLDOENING AAN DIE VER-
EISTES VIR DIE GRAAD MAGISTER SCIENTIAE AAN DIE
POTCHEFSTROOMSE UNIVERSITEIT VIR C.H.O.

LEIER
PROFESSOR J.A. VAN EEDEN.

FEBRUARIE, 1966.

n VERGELYKENDE STUDIE VAN TEMPERATUUR AS n
EKOLOGIESE FAKTOR BY DIE VARSWATERSLAKSPESIES
LYMNAEA NATALENSIS KRAUSS EN BULINUS (BULINUS)
TROPICUS (KRAUS) (MOLLUSCA: BASOMMATOPHORA).

INHOUD

Bladsy

1	Inleiding	1.
2	Apparaat	2.
3	Metodes en Tegnieke	4.
4	Fisies - chemiese toestand van die Water	8.
5	Inkubasie periode	11.
6	Voedingsgewoontes	12.
7	Lewenstabellle	14.
7.1	Lewenstabel by 30°C	14.
7.1.1	<u>L.natalensis</u>	14.
7.1.2	<u>B.tropicus</u>	15.
7.2	Lewenstabel by 27°C	15.
7.2.1	<u>L.natalensis</u>	15.
7.2.2	<u>B.tropicus</u>	16.
7.3	Lewenstabel by 25°C	16.
7.3.1	<u>L.natalensis</u>	16.
7.3.2	<u>B.tropicus</u>	17.
7.4	Lewenstabel by 21°C	17.
7.4.1	<u>L.natalensis</u>	17.
7.4.2	<u>B.tropicus</u>	18.
7.5	Lewenstabel by 18°C	18.
7.5.1	<u>L.natalensis</u>	18.
7.5.2	<u>B.tropicus</u>	19.
7.6	Lewenstabel by 15°C	19.
7.6.1	<u>L.natalensis</u>	20.
7.6.2	<u>B.tropicus</u>	20.
7.7	Bespreking	20.
8	Die invloed van temperatuur op die tempo van toename	24.

9	Die groei van <u>L.natalensis</u> en <u>B.tropicus</u> onder beheerde toestande	30.
9.1	Invloed van temperatuur op die tempo van toename	30.
9.2	Invloed van temperatuur op die ge- wigsverspreiding in 'n bevolking	34.
10	Bespreking	38.
11	Opsomming	42.
12	Bedankings	44.
13	Literatuurlys	45.

I. INLEIDING

Dit word in die algemeen aanvaar dat temperatuur, een van die belangrikste ekologiese faktore is waaraan die vars-waterbiotoop onderwerp word. Nogtans is die algemeen wye omvang van verdraagsaamheid van die varswaterslakspesies ten opsigte van temperatuur reeds deur verskeie navorsers bevestig en die opvatting het gevolglik ontstaan dat temperatuur weinig invloed op die verspreiding van die verskillende varswaterslakspesies het (Abdel Malek, 1956). Die spesies Biomphalaria pfeifferi (Krauss) en Lymnaea callaudi (Bourguignat) is, volgens van Someren (1946) in staat om 'n daaglikse variasie van soveel as 20°C te weerstaan. In Iraq het Watson (1950) vasgestel dat B. truncatus (Audouin) veral, 'n wye omvang van verdraagsaamheid ten opsigte van temperatuurverandering openbaar want dié spesie kan temperatuuruiterste van 36°C in die somer en bykans vriespunt in die winter, oorleef. Dieselfde vermoë is deur Gordon et al. (1934) en Ayad (1956) by verskeie varswaterslakspesies gevind. Schiff (1964) kom egter in sy studie oor die invloed van temperatuur op Bulinus (Physopsis) globosus (Morelet), B. pfeifferi en Lymnaea natalensis Krauss tot die gevolgtrekking dat temperatuur 'n groter invloed op beide die verspreiding en die hoeveelheid van verskeie varswaterslakspesies het as wat aanvanklik vermoed is.

Gedurende die afgelope 8 - 9 jaar, is 'n landswye opname van die voorkoms en verspreiding van verskillende varswaterslagspesies in Suid-Afrika gemaak. Volgens die

gegewens tot dusver verkry, kan 'n duidelike verskil in die verspreidingspatroon van Lynnaea natalensis Krauss en Bulinus (Bulinus) tropicus (Krauss) waargeneem word (Van Eeden, in druk en Van Eeden en Combrinck, in druk).

Terwyl L. natalensis en B. (Physopsis) min of meer tot dieselfde gebiede beperk is en baie dikwels ook in dieselfde habitat voorkom, is B. tropicus nie slegs baie meer wydversprei nie maar kom dit ook redelik selde saam met B. (Physopsis) in dieselfde habitat voor. Op grond hiervan kom die genoemde auteurs tot die gevolgtrekking dat B. (Physopsis) en L. natalensis ten opsigte van hulle ekologiese behoeftes baie met mekaar ooreenstem en van B. tropicus verskil. Met die huidige studie word beoog om vas te stel of temperatuur een van die faktore kan wees wat hierdie waargenome verspreidingspatroon bepaal.

2. APPARAAT

Vanweë die algemeen geaggregeerde voorkoms van die vars waterslakspesies L. natalensis en B. tropicus in hul natuurlike habitat, is die apparaat wat vir die ondersoek ontwerp is, sodanig beplan dat elke akvariumeenheid, 'n groep van minstens 30 individue van elke spesie kan huisves. Daar is probeer om die stremmende faktore wat as gevolg van oorbevolking ontstaan en wat 'n nadelige invloed op die lewensaktiwiteite van varswaterslakspesies het (Wright 1960), sover moontlik uit te skakel deur 'n relatief groot volume water in voortdurende sirkulasie te hou.

Die apparaat, plaat 1, is saamgestel uit 'n reeks van ses waterbaddens 50 x 30 x 20 sm. waarin die akwariums gesuspendeer is, plastiek voorraadtenks en 'n sentrifugaalpomp van vlekvrye staal waarmee die water, nadat dit deur die akwaria gevloeи het, weer na die hoof voorraadtenk teruggepomp kon word.

Die temperatuur van die water in die waterbaddens is vir die duur van die ondersoek by die gekose hoogtes konstant gehou deur 'n battery ultratermostate elk waarvan, afgesien van 'n verhitter, ook van 'n verkoelingspiraal voorsien is. 'n Magneetklep reëل die deurvloeи van die verkoelde etileenglikol vanaf 'n geïnsuleerde houer deur elke spiraal. 'n Sentrifugaalpompie is gebruik om sirkulasie van die etileenglikol deur die pypsisteem na en van die verkoelingspirale te bewerkstellig en is so geïnstalleer dat die elektriese stroom na die pompmotor met behulp van 'n aflosser onderbreek word wanneer die magneetkleppe van al die termostate op 'n gegewe tyd gesluit is. Die etileenglikol is verkoel deur middel van 'n $\frac{1}{4}$ perdekrag industriële verkoelingseenheid. Magneetkleppe is ook op sekere punte in die waterleidings ingevoeg om oorstromings te voorkom wanneer die sentrifugaalpomp, deur 'n kragonderbreking buite werking gestel mag word.

Die akwariums 28 x 34 x 15 sm., is vervaardig van gegalvaniseerde plaatmetaal en is met 'n chemies onaktiewe verf bedek. Elke akwarium is verder voorsien van 'n watertoevoer en 'n afvoerpypie wat so geplaas is dat wanneer die water in sirkulasie is, elke akwarium 10 liter water sal bevat. Die



Plaat 1.



Plaat 2.

watertoevoer na elke akwarium is gereguleer om 'n verplasing van 250 ml. per uur te bewerkstellig. Die invloeiende water is eers deur 'n glasspiraal, op die bodem van elke waterbad geleei sodat dit tot die verlangde temperatuur afgekoel of verhit kon word voordat dit in die akwarium sou invloei.

Nadat opgemerk is dat die eierpakkies van B. tropicus deur L. natalensis opgeëet word, is elke akariumeenheid met behulp van 'n geperforeerde persplexplaas in 2 gelyke helftes verdeel (Plaat 2).

3. METODES EN TEGNIEKE

Aangesien omgewingstoestande 'n verreikende uitwerking op organismes het, is dit 'n voorvereiste dat die milieu wat vir die organisme in eksperimentele werk geskep word deeglik beplan moet word. By 'n eksperimentele ekologiese studie van varswaterslakke in die laboratorium, is die teeltegniek van die uiterste belang en verskeie navorsers het aandag hieraan geskenk.

Cowper (1946) het vooraf gekookte water gebruik om so-doende die nadelige effek van die fungus, Catenaria, op die varswaterslakspesies Bulinus truncatus, Planorbis=(Biomphalaria) boissyi (Ehrenberg) en Planorbis guandabouensis, uit te skakel. Sy werk het egter aangetoon dat sodanige behandeling die water ongeskik vir die teel van die betrokke spesies maak.

Vir die teel en maklike hantering van groot hoeveelhede slakke, het Rowan (1958) die gebruik van kunsveselnette, wat in groot akwariums hang, aanbeveel.

Shiff (1963) het sy teelmetodes veral op die bevindings van Claugher (1960), Le Roux en Mandahl-Barth (1957) gebaseer. In sy studie oor die invloed van temperatuur op die spesies Bulinus (Physopsis) globosus, Biomphalaria pfeifferi en Lymnaea natalensis, het hy gebruik gemaak van gegote glas akwariums met 'n kapasiteit van 2 - 4 liters, waarin 'n maksimum van 3 - 5 slakke gehou is. Kraanwater wat vooraf vir 5 - 7 dae in verouderingstenks gehou is, is as medium gebruik. Die voedsel van die klein slakkies het hoofsaaklik uit die feses van volwasse slakke bestaan, maar na 'n week of meer, is bykomende voedsel in die vorm van dun geelwortelskyfies, of deeglik gekookte slaaiblare bygevoeg. Shiff lê veral klem op die daaglikse verwydering van ekskreta en ontbindende voedselreste. Die water in die akwariums is vervang namate dit begin vertroebel, of wanneer die alggroei te hewig geword het.

Frank (1963) het sy beste resultate met B. pfeifferi, verkry deur die gebruik van effens besoedelde water, sonder enige belugting, met 'n kalsiumkonsentrasie van \pm 18 d.p.m. en 'n Na-Ca verhouding van 1. Die voedsel het bestaan uit gedroogde slaai- en lusernblare. Hoogstens 10 slakke is in elke akarium met 500 ml. water geplaas. Die akwariums is weekliks gewas om die groei van alge te verhoed wat, volgens Wright (1960) en Chernin en Michelson (1957), moontlik die resultate kon beïnvloed.

Soos uit bogenoemde bespreking blyk, word groot kolonies slakke in enkele akwariums deurgaans vermy met die oog op

die stremmende faktor wat met oorbevolking gepaard gaan. In my eie ondersoek is getrag om hierdie probleem sover moontlik uit te skakel deur die hersirkulasie van 'n groot volume water.

Waarnemings is by 30° , 27° , 25° , 21° , 18° , 15°C en kamertemperatuur gemaak. As gevolg van die nekele watersisteem, het slegs 'n geringe temperatuurskommeling, in 'n omgewing van 21°C , in die akvariumeenheid by kamertemperatuur voorgekom en is die bespreking van die resultate uitgelaat aangesien feitlik soortgelyke resultate as by 21°C verkry is. Uit 'n kort reeks steekproewe met verskillende soorte water het dit geblyk dat reënwater en water uit die Gerhardminnebron, een van die oë van die Mooirivier, Potchefstroom, die beste resultate lewer sover dit eierproduksie en oorlewing betref. Omdat dit afkomstig is uit die natuurlike habitat van die twee slakspesies, is voorkeur aan die laasgenoemde water gegee.

Eierpakkies van beide spesies is in die laboratorium verkry van volwasse slakke wat in dieselfde habitat in die Mooirivier versamel is. Twee tot drie eierpakkies van elke spesie, afhangende van die hoeveelheid vrugbare eiers per pakkie, is met behulp van 'n skerp messie verwyder en in plat plastiekесilinders met 'n deursnee van 4 dm. geplaas. Die oop ente van die silinders is met 'n fyn porieuse kunsveselnet bedek. Die silinders is daarna op hulle sye in die akvariums geplaas om die maksimum deurvloei van die water te verseker en sodoende die skepping van 'n mikrohabitat te voorkom.

Die doel van die plastieksilinders is om 'n beter kontrole oor die pasuitgebroeide slakke te verseker. In navolging van Shiff (1964) is ekskreta van volwasse slakke gedurende die eerste twee weke as voedsel aan die jong slakke beskikbaar gestel deur dit deur 'n opening aan die bopunt van die silinders in te laat. Sewe dae nadat die eerste slakke uitgebroei het, is 30 tot 35 individue van elke spesie, in elke akwarium vrygelaat. B.tropicus aan die een en L.natalensis aan die ander-kant van die gesafskorting.

'n Biologies gebalanseerde watersisteem is verkry deur die groot ligdeurlaatbare voorraadtenk in 'n goed verligte gedeelte van die laboratorium te plaas om sodoende die alg- en diatoomgroei te bevorder. Aanvanklik is ook 'n eenmalige okkuliasie van mikroflora en-fauna gemaak deur 1 liter water, afkomstig van die verouderingsdamme van die plaaslike riool-werke , by die water in die voorraadtenk te voeg. Hierdeur is verskeie spesies alge en diatome in die sisteem gebring waarop die jong groeiende slakke dan geleef het. Hierdie natuurlike voedsel is na 2 weke aangevul deur die byvoeging van slaaiblare wat vooraf vir ongeveer 2 minute gekook en daarna afgekoel is.

Voedselreste en ekskreta is daagliks verwyder en vars slaaiblare is direk daarna voorsien. Die mortaliteit en aantal vrugbare eiers in elke akwarium is daagliks aangeteken. Die water in die voorraadtenks is weekliks vervang, maar twee - maal tydens die verloop van die eksperiment is die water in die hele sisteem hernu alhoewel 'n klein hoeveelheid water teruggehou is om die voortbestaan van die mikro flora en

-fauna te verseker. Chemiese ontledings is maandeliks op die water uitgevoer.

Om tegniese redes is die slakkies vir die eerste maal op $1\frac{1}{2}$ maande ouderdom individueel geweeg en daarna maandeliks. Elke slak is vir minstens 3 minute op filterpapier geplaas om van die oortollige water ontslae te raak. Daarna is die individuele gewig per slak in gram vasgestel en die gemiddelde gewig vir elke tydinterval by die onderskeie temperature is bereken. Die variasiekoëffisiënt is bereken volgens die metode van Simpson, Roe en Lewontin (1960).

Die statistiese verwerking van die waarnemings is gebaseer op die metodes uiteengesit deur Leslie en Park (1949), Andrewartha en Birch (1954) , Slobodkin (1962) en Shiff (1964).

4. FISIES - CHEMIESE TOESTAND VAN DIE WATER

Omdat die lewensaktiwiteit van varswaterslakke in 'n groot mate deur die chemiese samestelling van die water beïnvloed mag word, is periodieke wateranalises in die geval van eksperimentele werk dus 'n noodsaaklikheid.

Die variërende nadelige uitwerking wat verskillende soute op varswaterslakke het, veral wanneer dit sekere maksimum- en minimumwaardes oorskry, is deur 'n hele paar navorsers, waaronder die volgende, aangetoon. Deschiens (1956) het die chemiese faktore wat noodsaaklik is vir die normale voortbestaan van varswaterslakke in vier hoofgroepe ingedeel, nl. pH, opgelosde gasse, mineraalinhou en die teenwoordigheid van organiese materiaal.

Die pH grenswaardes waarbinne slakke gewoonlik kan voor-
kom, lê tussen 4.8 en 9.8, (Deschiens et al., 1951) en Damas,
1954). Die geskikste toestande vir slakke is egter in water
met 'n pH wat wissel van effens suur tot neutraal.

Volgens von Brand et al (1948) is die hoeveelheid O_2 wat
deur slakke benodig word relatief laag. Trouens die persen-
tasie O_2 teenwoordig in water, selfs wanneer die druk tot so
laag as 13 mm. Hg daal, skyn voldoende te wees en slegs wan-
neer die druk laer as 7 mm. Hg daal, begin die hoeveelheid
 O_2 beperkend word.

Die mineraalinhou van water is van belang by skulp-
vorming, as 'n faktor wat die anorganiese soutkonsentrasie
en, meer in die besonder, die osmotiese eienskappe van die
water bepaal en as gevolg van die moontlike toksiese uitwerking
van bestanddele soos bv. nitrate, nitriete, sink, koper ens.,
op die slakke. Sommige bestanddele, waarvan die genoemdes 'n
voorbeeld is, is dikwels in baie lae konsentrasies reeds
toksies.

In tabel 1, word die gemiddelde waardes van die reeks
wateranalyses, gedurende die verloop van die eksperiment ge-
maak, gegee. Volgens ons huidige kennis is die chemiese
samestelling van die water in hierdie sisteem dus heeltemal
binne perke vir die normale voortbestaan van varswaterslakke.

Vanweë die hersirkulasie van die water is die gevær van
besoedeling nie geheel en al uitgesluit nie. Dit is dus nood-
saaklik dat die O.S. (opgelosde suurstof) en B.S.A. (bio-
chemiese suurstof aanvraag) van die water periodiek vasgestel

TABEL I

Wateranalyses, Gemiddelde waardes in dele per miljoen

Konduktiviteit	350
pH	8.4
NO ₃ (N)	2.5
NO ₂ (N)	spore
NH ₄	spore
PO ₄	0.02
Totale hardheid	310
Totale alkaliniiteit	212
Ca-hardheid as CaCO ₃	290
Mg-hardheid as MgCO ₃	20
Cl	2.5
SO ₄	240
Pb	0.5
Cu	0.05
Fe	0.1
Zn	0.05
OA (4 uur)	1.5

word. As gevolg van die nie-steriele watermedium en die teenwoordigheid van mikroflora en -fauna, kan 'n skommeling in die O.S.- en B.S.A. waardes verwag word en kan dit 'n aanduiding gee van die toename of afname van die mikroflora en -fauna. Uit tabel 2 blyk die volgende: Die persentasie O_2 versadiging vir die 0.5. maand periode verskil opvallend van mekaar by die verskillende temperature, asook by die selfde temperature 'n maand later. Die aanvanklike vestiging en toename van alge en diatome was heelwat vinniger by 27° en 25°C as by die laer temperature, veral 15°C . Dus kan die relatief hoë persentasie O_2 versadiging by 27° en 25°C moontlik toegeskryf word aan 'n verhoogde fotosintetiese aktiwiteit. By dié twee temperature het beide slakspesies aanvanklik vinniger toegeneem in grootte, moontlik omdat hulle voedselvoorsiening (Alge en diatome) heelwat beter as by $21^\circ - 15^\circ\text{C}$ was. Die verlaging van die O.S. waarde tydens die 1.5 maand analyses by 27° en 25°C en die verhoging by die laer temperature, kan dus toegeskryf word aan 'n vermindering van die mikroflora in e.g. geval en 'n vermeerdering in lg. geval. Die feit dat die O.S. waardes vanaf die 1.5 maand periode by 27° en 25°C konstant gebly het, dui daarop dat dit nie die toename in grootte van die slakke en derhalwe 'n verhoogde O_2 verbruik is wat veroorsaak dat die aanvanklike O.S. waardes gedaal het nie, maar eerder dat dit die vermindering van die mikroflora kon gewees het. Die feit dat die B.S.A. waardes nie konstant bly nie, is 'n aanduiding dat met sekere tye daar 'n mate van organiese verryking voorgekom het. B.S.A. waardes hoër as 5.0 dui op 'n deffinitiewe neiging na organiese verryking.

TABEL 2

Maandelikse O.S.- en B.S.A. waardes by die verskillende temperature

Tyd in maande	Temperatuur					
	27°C	25°C	21°C	18°C	15°C	
0.5	B.S.A.	2.4	3.2	2.0	2.8	4.7
	O.S.	5.5	5.5	5.6	5.5	5.6
	%O ₂ vers.	81.9%	77.2%	73.7%	67.8%	64.3%
1.5	B.S.A.	5.6	6.0	2.0	11.6	1.7
	O.S.	5.2	5.3	5.7	6.5	6.1
	%O ₂ vers.	76.0%	74.8%	74.8%	78.3%	70.2%
2.5	B.S.A.	6.8	6.0	2.0	1.6	0.6
	O.S.	5.2	5.5	5.7	6.1	6.7
	%O ₂ vers.	76.0%	76.0%	73.7%	74.8%	77.2%
3.5	B.S.A.	1.5	1.8	2.2	3.5	0.4
	O.S.	5.2	5.5	5.6	6.6	6.4
	%O ₂ vers.	76.0%	76.0%	72.5%	76.0%	73.7%
4.5	B.S.A.	-	2.0	2.5	2.8	2.3
	O.S.	-	2.3	2.3	2.4	2.8
	%O ₂ vers.	-	27.0%	25.0%	25.0%	28.0%
5.5	B.S.A.	-	1.8	2.7	2.2	3.0
	O.S.	-	5.4	5.7	5.2	5.7
	%O ₂ vers.	-	76.0%	73.7%	64.3%	65.5%
6.5	B.S.A.	-	-	1.4	1.1	2.1
	O.S.	-	-	4.9	4.5	4.9
	%O ₂ vers.	-	-	64.3%	54.9%	57.3%

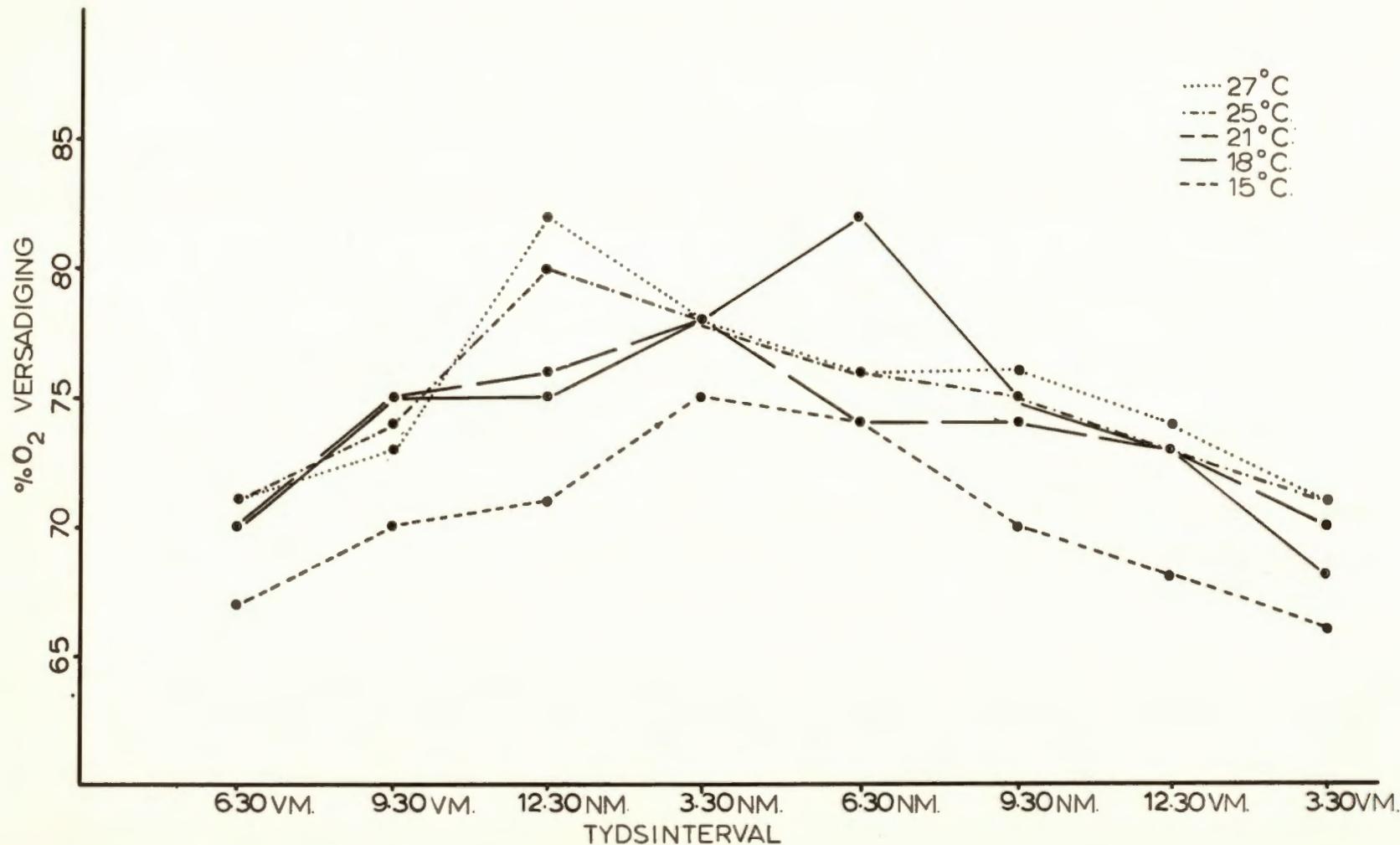
Die sirkulasie van die water was van groot belang. Tydens die 3.5 - 4.5 maandperiode analises, is die sirkulasie tydelik vertraag as gevolg van 'n defektiewe pomp. Dit is opvallend hoe laag die O.S. waardes vir dié periode was. Dit is ook belangrik om te vermeld dat B. tropicus tydens hierdie periode veral in die aande geneig was om teen die kante van die akwariums uit te kruip.

Drie maande na aanvang van die eksperiment, is ook 'n 24 uur waterontleding, met 'n tydsinterval van drie uur, gedoen, en die persentasie O_2 versadiging word grafies voorgestel in fig 1. Volgens hierdie figuur en tabel 3, kan 'n duidelike omgekeerde verhouding tussen die O.S. en B.S.A. waardes tydens sekere ure van die dag en nag waargeneem word. Die maksimum O.S. waardes word by al die ondersoekte temperature tussen 12.30 nm. en 6.30 nm. bereik en die minimum waardes tussen 3.30 vm. en 6.30 vm. Terwyl die O.S. waardes daal, begin die B.S.A. waardes vanaf 3.30 nm. te styg tot ongeveer 12.30 vm. waarna dit weer begin afneem. Die gevvaar bestaan dus dat, indien die O.S. om een of ander rede skielik drasties verminder, daar 'n kritieke periode tussen 6.30 nm. en 3.30 vm. mag ontstaan wat die voortbestaan van 'n slakkolonie kan bedreig.

5. INKUBASIEPERIODE

Terwyl die inkubasieperiode van L. natalensis en B. tropicus opmerklik van mekaar verskil het, is verskille ook tussen die afsonderlike kolonies van dieselfde spesie by die verskillende temperature opgemerk.

FIG.1 PERSENTASIE O VERSADIGING, 3-UURLIKS BEPAAL, TYDENS 'N 24-UUR WATER-
ONTLEADING. BY 5 VERSKILLEND GESELLEKTEERDE TEMPERATURE.



TABEL 3

n Vier en twintig uur waterontleding om die O.S. en B.S.A. waardes 3 uurliks vas te stel.

Tyd	Temp.	B.S.A.	O.S.	%vers	Tyd	Temp.	B.S.A.	O.S.	%vers.
9.30 v.m.	27°C	0.4	5.0	73%	9.30 n.m.	27°C	2.7	5.2	76%
	25°C	0.7	5.3	74%		25°C	2.1	5.3	75%
	21°C	0.9	5.7	75%		21°C	2.4	5.6	74%
	18°C	0.5	6.1	75%		18°C	1.9	6.1	75%
	15°C	0.8	6.1	70%		15°C	1.9	6.1	70%
12.30 n.m.	27°C	1.0	5.5	82%	12.30 v.m.	27°C	2.5	5.1	74%
	25°C	0.8	5.7	80%		25°C	2.3	5.2	73%
	21°C	0.7	5.8	76%		21°C	2.5	5.6	73%
	18°C	0.2	6.1	75%		18°C	2.8	5.9	73%
	15°C	0.9	6.2	71%		15°C	2.0	6.0	68%
3.30 n.m.	27°C	0.4	5.3	78%	3.30 v.m.	27°C	0.9	4.9	71%
	25°C	0.9	5.6	78%		25°C	0.8	5.1	71%
	21°C	0.9	6.0	78%		21°C	0.8	5.4	70%
	18°C	1.7	6.4	78%		18°C	1.4	5.6	68%
	15°C	1.4	6.5	75%		15°C	1.0	5.7	66%
6.30 n.m.	27°C	1.5	5.2	76%	6.30 v.m.	27°C	0.7	4.9	71%
	25°C	2.5	5.5	76%		25°C	0.8	5.1	71%
	21°C	2.2	5.6	74%		21°C	0.9	5.4	70%
	18°C	0.8	6.6	82%		18°C	0.8	5.7	70%
	15°C	0.9	6.4	74%		15°C	0.7	5.8	67%

Tabel 4 is 'n weergawe van die periode in dae, wat die eiers geneem het om uit te broei, sowel die persentasie eiers per eierpakkie wat wel uitgebroei het.

Uit die gegewens blyk dit dat die eiers van B. tropicus deurgaans \pm 6 dae gouer as die van L. natalensis uitbroei. In albei gevalle bly die uitbroeityd tussen 30° en 25° dieselfde waarna dit langer word met dalende temperatuur. Die grootste sprong is tussen 18° en 15° tw. 7 dae in die geval van L. natalensis en 10 vir B. tropicus. Hoewel die % uitbroeiing vir albei spesies die laagste is by 30°C is dit deurgaans hoër vir L. natalensis as vir B. tropicus. Onder eksperimentele toestande kan die % uitbroeiing sowel as die uitbroeityd deur die behandeling beïnvloed word. Meganiese verwijdering van die eiers van die voorwerp waarop dit gelê is, byvoorbeeld het die % eiers wat uitgebroei het aansienlik verminder en die uitbroeityd met tot 3 dae verleng. Dit geld veral vir B. tropicus. Die korter uitbroeityd van B. tropicus kan sekerlik as 'n aanpassing beskou word wat hierdie spesie beter toerus teen ongunstige omstandighede.

16. VOEDINGSGEWOONTES

Albei spesies het dieselfde voedsel gekry. Teen die tyd dat die jong slakke in die akwariums oorgeplaas is, was die alg- en diatoomgroei teen die wande van die akwariums reeds voldoende om as voedsel te dien. Nieteenstaande die bewering van sommige outeurs (Wright, 1960 en Chernin en Michelson, 1957) dat die teenwoordigheid van alge in akwariums die resultate mag beïnvloed, het dit in hierdie geval geblyk

TABEL 4

Inkubasieperiode in dae en die persentasie eiers uitgebroei.

<u>L. natalensis</u>			<u>B. tropicus</u>	
Temperatuur	Dae	% Uitbroeiing	Dae	% Uitbroeiing
30°C	14	56.3%	9	27.5%
27°C	13	93.4%	9	72.3%
25°C	14	98.3%	9	89.3%
21°C	17	74.0%	10	74.3%
18°C	19	93.6%	13	84.4%
15°C	26	98.4%	19	67.6%

'n belangrike bron van voedsel vir die pas uitgebroeide slakke te wees. Ook wat betref die slakfeses as voedsel, wil dit voorkom asof dit nie soseer die feses self is wat ingeneem word nie, maar eerder dat dit 'n gunstige groei-medium vir verskeie spesies alge en diatome daarstel wat dan op hulle beurt weer deur die slakke gevreet word.

Abdel Malek (1956) het by 'n ontleding van die maaginhoude van twee varswaterslakspesies, Biomphalaria sudanica en Bulinus (Ph) ugandae, 'n hele aantal spesies van elk van die volgende groepe mikroflora en -fauna gevind, nl. Myxophyceae (blou-groen alge), Chlorophyceae (groen alge), Bacillariaceae (diatome), Bakteria, Protozoa en Bryozoa. Hy kom dan tot die slotsom dat, solank as wat die groen- en blou-groen alge sowel as diatome as voedsel teenwoordig is, dit voldoende is vir die twee slakspesies. Voorts wys hy daarop dat sodanige voedsel voorkom in die habitatte wat groot gebalanseerde slakkolonies bevat.

Vanweë die betreklik groot hoeveelhede slakke per oppervlakeenheid in elke akwarium, is die groei en toename van die mikroflora egter tot so 'n mate gestrem dat, binne twee tot tien weke na die uitbroei van die eiers, daar feitlik geen sigbare tekens meer van alge en diatome in die verskil-lende akwariums was nie.

By die pas uitgebroeide slakkies was daar 'n besliste verskil tussen die voedselvoorkeure van L. natalensis en B. tropicus te bespeur. L. natalensis het van die begin af by voorkeur op die alge en diatome gevoed en dit was slegs by 21° - 15°C dat hulle ook 'n redelike hoeveelheid gekookte

slaaiblare ge-eet het. B. tropicus, daarenteen, het deurgaans ewe geredelik van albei voedselsoorte gebruik gemaak. Behalwe by 18° en 15°C was die voedselverbruik van lg. spesie ook heelwat hoër as dié van L. natalensis. Veral by 27° en 25°C het B. tropicus na skatting ongeveer vyf maal meer slaai verorber as L. natalensis. Dit het deurgaans vir al die ouderdomsgroepe gegeld.

7. LEWENSTABELLE

'n Lewenstabel word veral op 2 tussenveranderlikes nl. oorlewing en vrugbaarheid gebaseer.

Oorlewing (l_x): Dit is die ouderdomskedule van oorlewing. Vir enige besondere ouderdomsgroep met gemiddelde leeftyd x , is l_x daardie gedeelte van die individue wat aan die begin van hierdie ouderdomsinterval lewendig is.

Vrugbaarheid (m_x): Dit gee die ouderdomsskedule (-verspreiding) van slegs vroulike geboortes, of eiers wat vroulik sal wees. Waar egter met hermafroditiese organisme gewerk word, moet al die individue in ag geneem word.

Die lewenstabelle word verder uit ouderdomsgroepe saamgestel waarvan die duur arbitrér is. In hierdie eksperiment is 'n periode van twee weke gekies.

7.1 LEWENSTABEL BY 30°C

7.1.1. L. Natalensis

31 Individue wat van altesaam 55 vrugbare eiers

uitgebroei het, is aanvanklik by 30°C gehou. Die aanvanklike mortaliteit was so hoog dat, na die eerste tweeweekperiode, die hele bevolking uitgesterf was.

7.1.2. B. tropicus

Van twee eierpakkies met altesaam 69 vrugbare eiers, het slegs 19 individue by 30°C uitgebroei. Net soos in die geval van *L. natalensis*, het al die slakke binne die eerste tweeweekperiode gevrek.

7.2. LEWENSTABEL BY 27°C

7.2.1. L. natalensis

Die aanvanklike kolonie het uit 32 individue bestaan wat almal vir die bepaling van die mortaliteit en eierproduksie by hierdie temperatuur gebruik is. Soos uit tabel 5 en fig. 2A blyk, was die aanvanklike mortaliteit heelwat laer as by 30°C, en was 87.7% van die populasie na die 5de tweeweekperiode nog lewend. Vanaf die 6de periode het daar 'n skerp styging in die mortaliteit voorgekom wat volgehou is totdat waarnemings na 8 tweeweekperiodes gestaak moes word as gevolg van die drastiese vermindering van die populasie. 'n Oorlewing van slegs 15.2% is aan die einde van die 8ste periode vasgestel.

Die eierproduksie was besonder laag by hierdie temperatuur en is vir net ongeveer 3 periodes volgehou. Die slakke het gedurende die 4de periode begin eiers lê en dit teen 'n lae tempo volgehou tot in die 6de periode.

TABEL 5

Lewenstabel van L.natalensis by 'n konstante temperatuur van 27°C.

Middelpunt-ouderdom x	Tot. eierproduksie	Tot. hoev. slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaarheid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	32	1.00	-	-
0.5	-	32	1.00	-	-
1.5	-	29	0.9062	-	-
2.5	-	29	0.9062	-	-
3.5	39	28	0.8750	1.39	1.2162
4.5	45	28	0.8750	1.60	1.4000
5.5	31	14	0.4375	2.21	0.9668
6.5	-	10	0.3125	-	-
7.5	-	5	0.1562	-	--
3.5830					

Netto voortplantingstempo, R_o , vir 8 tweeweekperiodes = 3.5830

TABEL 6

tabel 5. Lewenstabel van B. tropicus by 'n konstante temperatuur van 27°C.

Middelpunt-ouderdom x	Tot. eierproduksie	Tot. hoev. slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaarheid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	33	1.0000	-	-
0.5	-	31	0.9393	-	-
1.5	-	30	0.9090	-	-
2.5	533	29	0.8787	18.37	16.14
3.5	2211	28	0.8484	78.96	66.98
4.5	4299	28	0.8484	153.53	130.25
5.5	5234	27	0.8181	193.85	158.58
6.5	4932	20	0.6060	246.60	149.43
7.5	4168	18	0.5454	231.55	126.28
647.66					

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 8 tweewekeperiodes = 647.66

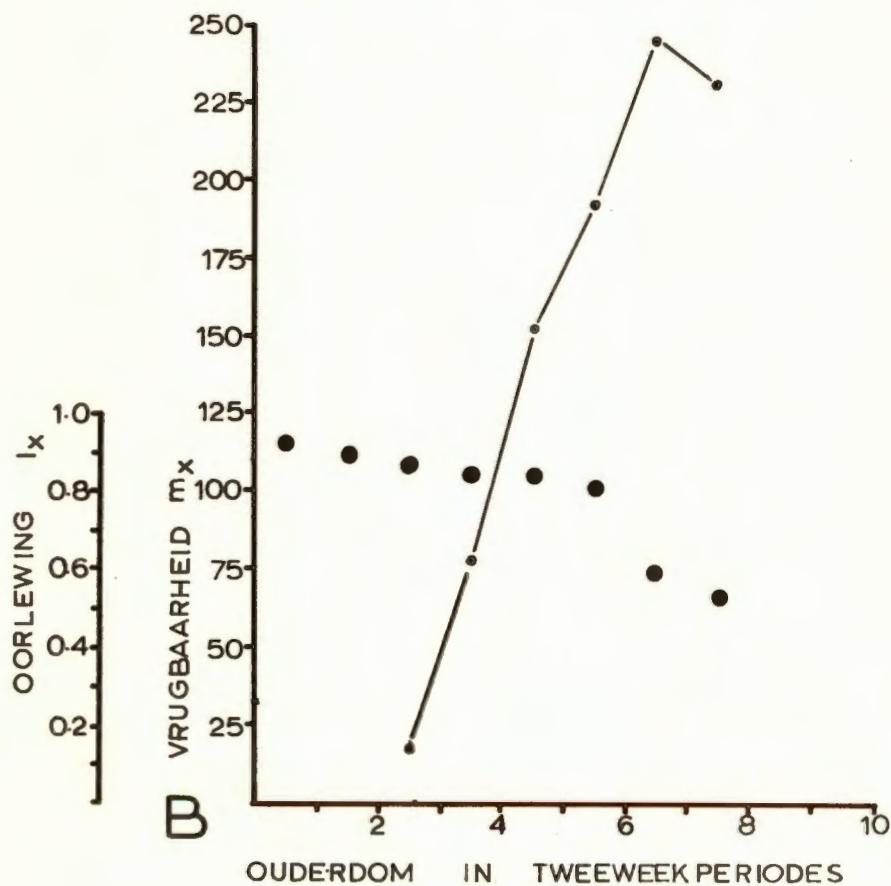
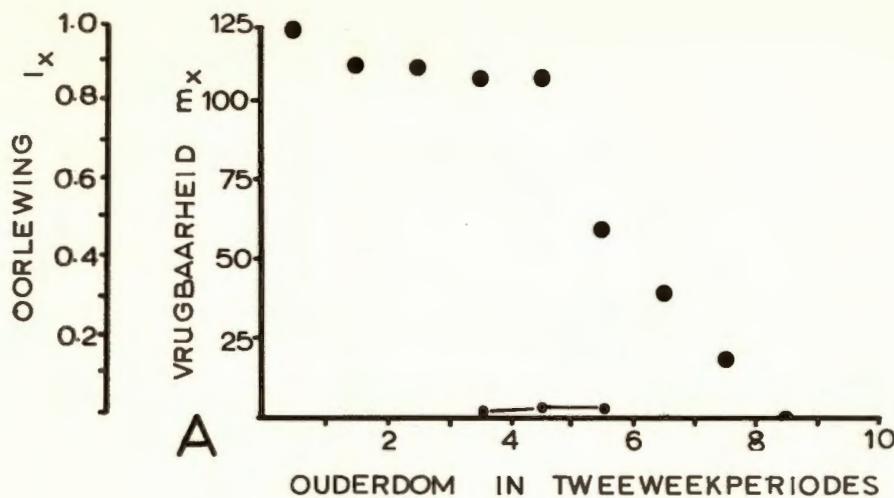


FIG. 2 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE OORLEWING (●) EN VRUGBAARHEID (○—○) VAN L. NATALENSIS (A) EN B. TROPICUS (B) BY 27°C.

7.2.2. B. tropicus

Waarnemings is op 'n aanvanklike bevolking van 33 individue vir 8 periodes gemaak. Die resultate aldus verkry, is in tabel 6 en fig. 2B saamgevat. B. tropicus het by dié temperatuur 'n hoër oorlewing gehandhaaf as L. natalensis en na die 8ste periode was daar nog 54.5% van die bevolking oor.

Eierlegging het reeds gedurende die 3de tweeweekperiode begin en vinnig gestyg tot ongeveer 246 eiers per slak per periode gedurende die 7de periode. As gevolg van 'n defektiewe termostaat, moes die waarnemings na die 8ste periode gestaak word.

7.3. LEWENSTABEL BY 25°C

7.3.1. L. natalensis

Die gegewens vir die mortaliteit en eierproduksie van 33 individue, word in tabel 7 en fig. 3A uiteengesit. Die aanvanklike mortaliteit was laag, maar na die 4de periode het 'n opvallende skerp styging in mortaliteit voorgekom. Na afloop van die waarnemingstydperk van 12 periodes, het die persentasie oorlewing op slegs 12.1% gestaan.

Eierproduksie het gedurende die 5de periode begin en alhoewel 'n hoër produksie as by 27°C bereik is, is dit nogtans teen 'n baie lae tempo voortgesit tot aan die einde van die waarnemingsperiode. 'n Maksimum eierproduksie van slegs 5.9 eiers per slak per periode, is gedurende die 9de tweeweekperiode bereik.

TABEL 7

Lewenstabel van L. natalensis by 'n konstante temperatuur van 25°C .

Middelpunt-ouderdom x	Tot. eierproduksie	Tot. hoev. slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaarheid m_x	$\frac{1}{x} m_x$
0.0	-	33	1.0000	-	-
0.5	-	30	0.9090	-	-
1.5	-	30	0.9090	-	-
2.5	-	30	0.9090	-	-
3.5	-	30	0.9090	-	-
4.5	27	30	0.9090	0.9000	0.8181
5.5	30	22	0.6666	1.3636	0.9089
6.5	65	19	0.5757	3.4210	1.9694
7.5	34	13	0.3939	2.6153	1.0301
8.5	59	10	0.3030	5.9000	1.7877
9.5	53	9	0.2727	5.8888	1.6058
10.5	38	6	0.1818	6.3333	1.1513
11.5	19	4	0.1212	4.7500	0.5757

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 12 tweeweekperiodes = 9.8470

TABEL 8

Lewenstabel vir B.tropicus by 'n konstante temperatuur van 25°C.

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eier-produksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaarheid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	34	1.0000	-	-
0.5	-	33	0.9705	-	-
1.5	-	30	0.8823	-	-
2.5	301	29	0.8529	10.3793	8.8525
3.5	1905	29	0.8529	65.6896	56.0266
4.5	3822	29	0.8529	131.7931	112.4063
5.5	5430	27	0.7941	201.1111	159.7023
6.5	4947	22	0.6470	224.8636	145.4867
7.5	2913	21	0.6176	138.7142	85.6698
8.5	4147	18	0.5294	230.3888	121.9678
9.5	1593	16	0.4705	99.5625	46.8441
10.5	533	10	0.2941	53.3000	15.6755
11.5	151	4	0.1176	37.7500	4.4394
757.0710					

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 12 tweeweekperiodes = 757.0710

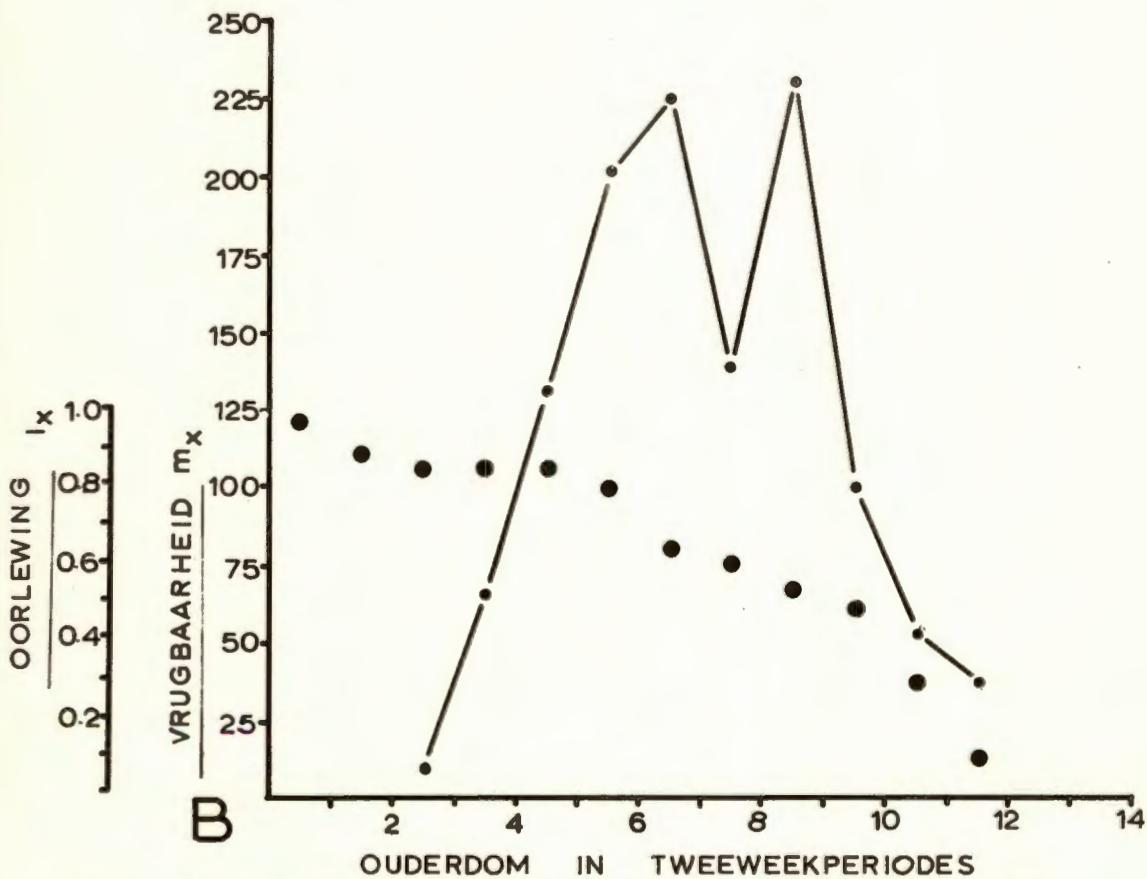
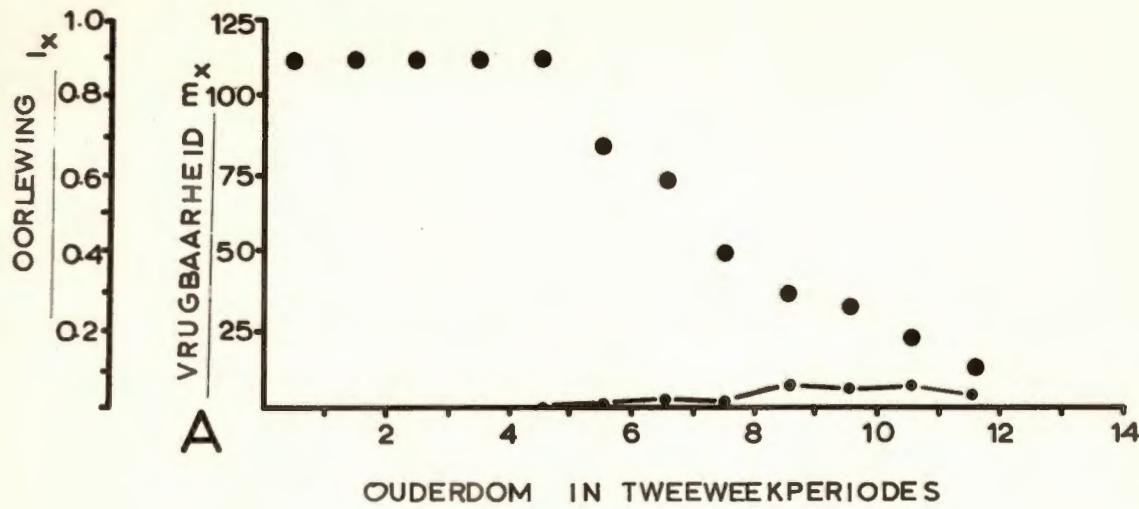


FIG.3 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE OORLEWING (●) EN VRUGBAARHEID (○—○) VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B) BY 25°C.

7.3.2. B. tropicus

Die mortaliteit en eierproduksie van die aanvanklike kolonie van 33 indiwidue, is in tabel 8 en fig. 3B uiteengesit. Die oorlewing gedurende die eerste 6 periodes was goed, maar daarna het die mortaliteit regelmatig toegeneem en veral na die 9de periode skerp gestyg. Na die twaalfde tweeweekperiode was net 11.6% van die oorspronklike bevolking lewend.

Soos by 27°C was eierproduksie besonder hoog. Die slakte het reeds gedurende die 3de periode begin eiers lê, waarna die eierproduksie skerp gestyg het tot ongeveer 220 eiers per slak per periode gedurende die 7de periode.

Die maksimum eierproduksie van 230 eiers per slak, is gedurende die 9de periode aangeteken. Direk hierna het die eierproduksie egter skerp afgeneem tot die einde van die waarnemings-tydperk van 12 periodes.

7.4. LEWENSTABEL BY 21°C

7.4.1. L. natalensis

32 Indiwidue is vir 15 tweeweekperiodes, by 'n konstante temperatuur van 21°C gehou. Soos uit tabel 9 en fig. 4A gesien kan word, was die oorlewing van L. natalensis by hierdie toestande heeltemaal bevredigend. Die aanvanklike mortaliteit was laag en na die 4de periode het die bevolking 'n oorlewing van 93.7% gehad. Na die 15de periode het 62.5% slakte nog geleef.

TABEL 9

Lewenstabel vir L.natalensis by n konstante temperatuur van 21°C

Middelpunt- ouderdom x	Tot.eier- produksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaar- heid m_x	$l_x^m_x$
0.0	-	32	1.0000	-	-
0.5	-	30	0.9375	-	-
1.5	-	30	0.9375	-	-
2.5	-	30	0.9375	-	-
3.5	-	30	0.9375	-	-
4.5	-	29	0.9062	-	-
5.5	5	29	0.9062	0.1724	0.1562
6.5	66	28	0.8750	2.3571	2.0624
7.5	154	28	0.8750	5.5000	4.8125
8.5	346	26	0.8125	13.3076	10.8124
9.5	970	26	0.8125	37.3076	30.3124
10.5	1189	26	0.8125	45.7307	37.1561
11.5	1195	26	0.8125	45.9615	37.3437
12.5	1091	25	0.7812	43.6400	34.0915
13.5	952	22	0.6875	43.2727	29.7499
14.5	778	20	0.6250	38.9000	24.3125
					210.8096

Netto voortplantingstempo, Ro, vir 15 tweeweekperiodes = 210.8096

TABEL 10

Lewenstabel vir B.tropicus by 'n konstante temperatuur van 21°C.

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eier- produksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing	Vrugbaar- heid l_x^m	l_x^m
0.0	-	34	1.0000	-	-
0.5	-	32	0.9411	-	-
1.5	-	28	0.8235	-	-
2.5	90	26	0.7647	3.4613	2.6470
3.5	749	26	0.7647	28.8076	22.0291
4.5	2477	26	0.7647	95.2692	72.8523
5.5	3505	26	0.7647	134.8076	103.0873
6.5	4120	26	0.7647	158.4615	121.1755
7.5	3582	25	0.7352	143.2800	105.3394
8.5	4145	23	0.6764	180.2173	121.8989
9.5	2920	21	0.6176	139.0476	85.8757
10.5	2690	17	0.5000	158.2352	79.1176
11.5	2075	16	0.4705	129.6875	61.0179
12.5	1449	13	0.3823	111.4615	42.6117
13.5	1502	10	0.2941	150.2000	44.1738
14.5	995	10	0.2941	99.5000	29.3425

890.1687

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir tweeweekperiodes = 890.1687

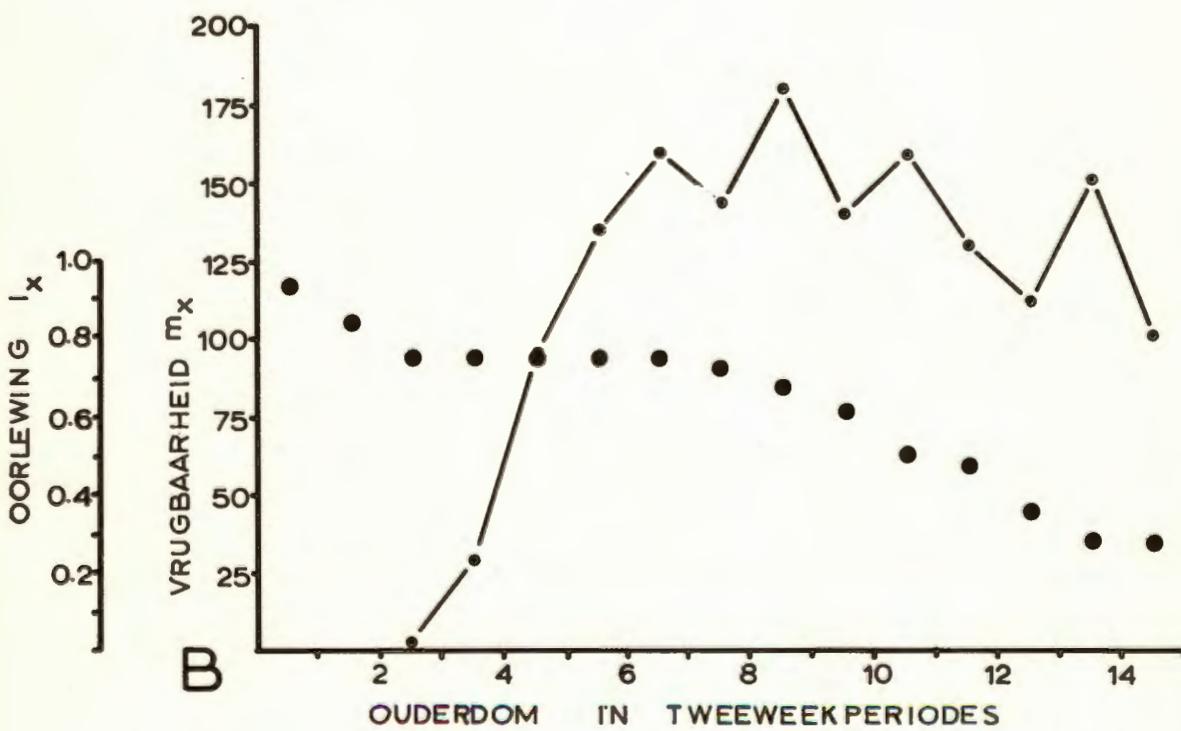
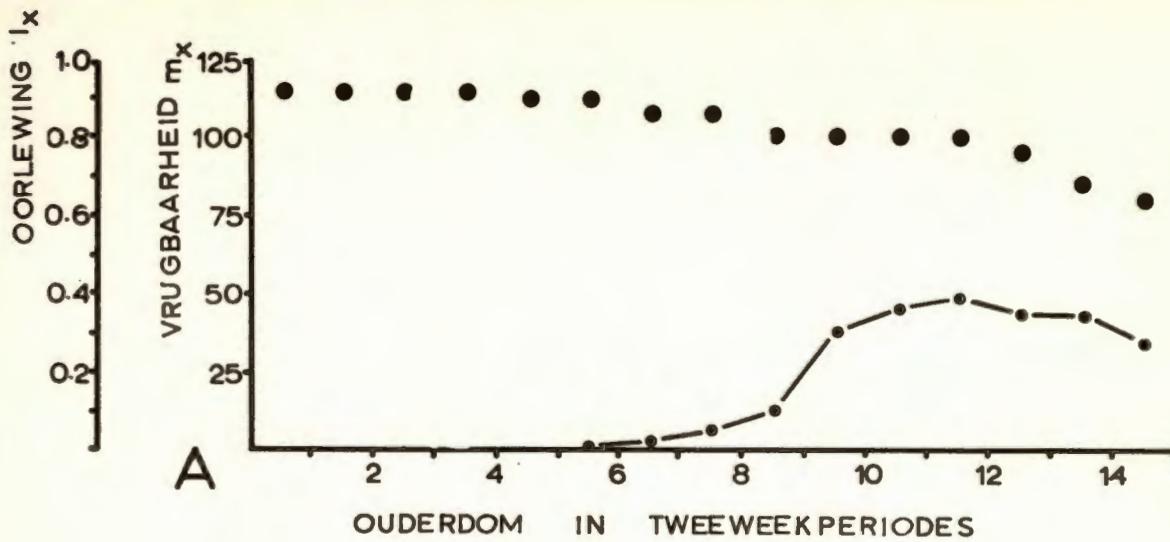


FIG. 4 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE OORLEWING (●) EN VRUGBAARHEID (○—○) VAN L. NATALENSIS (A) EN B. TROPICUS (B) BY 21°C.

Eierlegging het nie voor die 6de periode begin nie en het tot in die 9de periode op 'n lae peil gebly. Na die 9de periode (\pm 4 maande) het die eierproduksie toegeneem tot 'n maksimum van 45.96 eiers per slak per periode in die 12de periode.

7.4.2. B. tropicus

Vir die verkryging van die verlangde gegewens, is 34 slakke vir 15 tweeweekperiodes by 'n konstante temperatuur van 21°C gehou. Die mortaliteit gedurende die eerste 2 periodes was hoër as by die warmer temperature en daar was 'n totale verlies van 17.1% tydens dié tydperk. Vanaf die 2de periode was daar egter geen verdere verliese tot en met die 7de periode nie, maar daarna is 'n hoë mortaliteit gehandhaaf en slegs 29.4% van die oorspronklike aantal slakke was aan die einde van die waarnemingsperiode nog lewend.

Volgens tabel 10 en fig. 4B, is dit opvallend dat eierproduksie weereens op 'n vroeë ouerdom begin het nl., net soos by 27° en 25°C , gedurende die 3de periode. By hierdie temperatuur was eierproduksie ietwat laer as by dié hoër temperature. Nogtans is 'n hoë eierproduksie gehandhaaf. Die piek- en trogkromme waarvan daar reeds by die hoër temperatuur aanduidings was, is hier sterk beklemtoon en skyn, in teenstelling met L. natalensis, 'n kenmerk van B. tropicus te wees.

7.5. LEWENSTABEL BY 18°C

7.5.1. L. natalensis

Die gegewens van 'n aanvanklike getal van 30 slakke verkry, is in tabel 11 en fig. 5A saamgevat. Hierdie

temperatuur skyn baie gunstig te wees vir 'n hoë oorlewing want geen mortaliteit het gedurende die eerste 12 periodes voorgekom nie en aan die einde van die waarnemingsperiode is slegs 'n geringe verlies van 6.7% aangeteken.

Alhoewel eierlegging eers gedurende die 8ste periode 'n aanvang geneem het is, van al die ondersoekte temperature, die hoogste eierproduksie deur L. natalensis by hierdie temperatuur aangeteken. Die maksimum hoeveelheid van 75.4 eiers per slak per periode is gedurende die 13de periode bereik.

7.5.2. B. tropicus

Die kolonie wat aanvanklik uit 31 slakke bestaan het, is vir 15 tweeweekperiodes by 18°C gehou en die gegewens hieruit verkry word in tabel 12 en fig. 5B uiteengesit. Gedurende die eerste drie periodes was die mortaliteit hoog maar vir die volgende 6 periodes het geen verdere vrektes voorgekom nie en selfs daarna was die mortaliteit relatief laag en meer reëlmatig oor die res van die periodes versprei. Aan die end van die eksperiment was daar 'n totale verlies van 61.3%.

Die eerste eiers is gedurende die 5de periode gelê en alhoewel eierproduksie nie die hoë waardes behaal het wat by die warmer temperature aangeteken is nie, was die maksimum eierproduksie, vanaf die 11de periode, ongeveer 130 eiers per slak per periode.

7.6. LEWENSTABEL BY 15°C

TABEL 11

Lewenstabel vir L.natalensis by 'n konstante temperatuur van 18°C

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eier- produksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaar- heid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	30	1.0000	-	-
0.5	-	30	1.0000	-	-
1.5	-	30	1.0000	-	-
2.5	-	30	1.0000	-	-
3.5	-	30	1.0000	-	-
4.5	-	30	1.0000	-	-
5.5	-	30	1.0000	-	-
6.5	-	30	1.0000	-	-
7.5	164	30	1.0000	5.4666	5.4666
8.5	750	30	1.0000	25.0000	25.0000
9.5	1305	30	1.0000	43.5000	43.5000
10.5	1505	30	1.000	50.1666	50.1666
11.5	1881	30	1.000	62.7000	62.7000
12.5	2188	29	0.9666	75.4482	72.9282
13.5	1836	28	0.9333	65.5714	61.1977
14.5	1856	28	0.9333	66.2857	61.8644

382.8235

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 15 tweeweekperiodes = 382.8235

TABEL 12

Lewenstabel vir B. tropicus by 'n konstante temperatuur van 18°C .

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eier- produksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaar- heid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	31	1.0000	-	-
0.5	-	29	0.9354	-	-
1.5	-	22	0.7096	-	-
2.5	-	17	0.5483	-	-
3.5	-	17	0.5483	-	-
4.5	311	17	0.5483	18.2941	10.0306
5.5	860	17	0.5483	50.5822	27.7375
6.5	1092	17	0.5483	64.2352	35.2201
7.5	1509	17	0.5483	88.7647	48.6696
8.5	1062	16	0.5161	66.3750	34.2561
9.5	1408	15	0.4838	93.8666	45.4126
10.5	1958	15	0.4838	130.5334	63.1520
11.5	1623	15	0.4838	108.2000	52.3471
12.5	1631	13	0.4193	125.4615	53.6060
13.5	1548	12	0.3870	129.0000	49.9230
14.5	1408	12	0.3870	117.3333	45.4079

464.7625

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 15 tweeweekperiodes = 464.7625

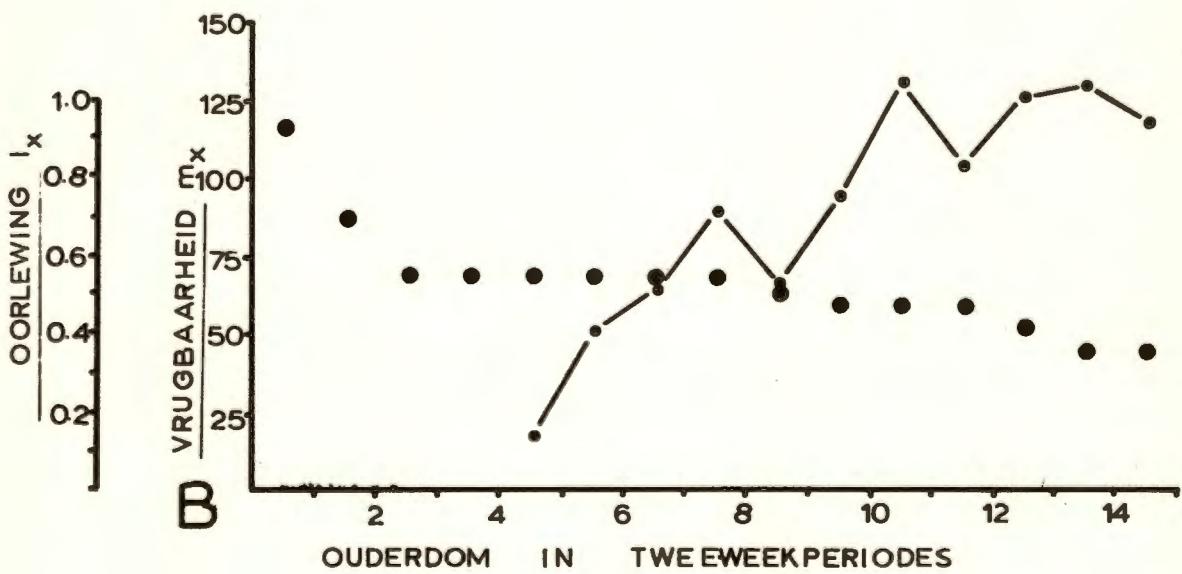
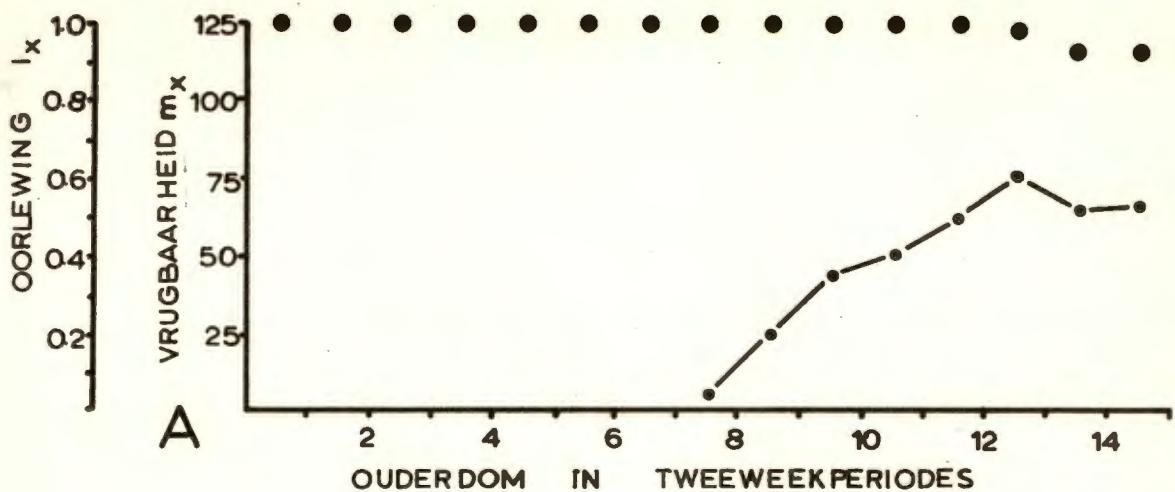


FIG. 5 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE OORLEWING (●) EN VRUGBAARHEID (○—○) VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B) BY 18°C.

7.6.1. L. natalensis

Tabel 13 en fig. 6A, is 'n samevatting van die lewenstabedata van 'n kolonie slakke bestaande uit 30 indiwidue. Die mortaliteit was deurgaans laag en by beëindiging van die eksperiment was 76.6% van die oorspronklike bevolking nog lewend.

Eierproduksie het eers gedurende die 9de periode begin waarna dit 'n geringe reëlmataige styging getoon het tot aan die einde van die waarnemingstydperk. Aan die einde van die 15de periode het eierproduksie op ongeveer 30 eiers per slak per periode te staan gekom.

7.6.2. B. tropicus

35 Indiwidue is vir 15 tweeweekperiodes by 15°C waargeneem. Die gegewens aangaande mortaliteit en eierproduksie word in tabel 14 en fig. 6B weergegee. Die mortaliteit was hoog tot in die 5de periode, maar vanaf die 7de periode was daar geen verdere slakverlies nie.

Eierlegging het op 'n baie latere stadium as by enige van die vorige temperature begin en die maksimum eierproduksie is eers gedurende die 13de periode bereik. Opvallend in die geval, is die totale afwesigheid van die tipiese fluktuierende kromme vir B. tropicus wat by die hoër temperature verkry is.

7.7. BESPREKING

Uit die lewenstabelle vir L. natalensis en B. tropicus kan die volgende afleidings gemaak word.

TABEL 13

Lewenstabel vir L.natalensis by 'n konstante temperatuur van 15°C .

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eierproduksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrubaarheid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	30	1.0000	-	-
0.5	-	29	0.9666	-	-
1.5	-	29	0.9666	-	-
2.5	-	26	0.8666	-	-
3.5	-	26	0.8666	-	-
4.5	-	24	0.8000	-	-
5.5	-	24	0.8000	-	-
6.5	-	24	0.8000	-	-
7.5	-	24	0.8000	-	-
8.5	-	23	0.7666	-	-
9.5	18	23	0.7666	0.7826	0.5999
10.5	141	23	0.7666	6.1304	4.6995
11.5	344	23	0.7666	14.9565	11.4656
12.5	555	23	0.7666	24.1304	18.4983
13.5	545	23	0.7666	23.6956	16.1650
14.5	676	23	0.7666	29.3931	22.5313

75.9596

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 15 tweeweekperiodes = 75.9596

TABEL 14

Lewenstabel vir B.tropicus by n konstante temperatuur van 15°C .

Middelpunt-ouderdom x	Tot.eierproduksie	Tot.aantal slakke	Oorlewing l_x	Vrugbaarheid m_x	$l_x m_x$
0.0	-	35	1.0000	-	-
0.5	-	29	0.8285	-	-
1.5	-	25	0.7142	-	-
2.5	-	22	0.6285	-	-
3.5	-	20	0.5714	-	-
4.5	-	20	0.5714	-	-
5.5	-	19	0.5428	-	-
6.5	48	19	0.5428	2.5263	1.3712
7.5	227	19	0.5428	11.9473	6.4849
8.5	456	19	0.5428	24.0000	13.0272
9.5	670	19	0.5428	35.2631	19.1408
10.5	1071	19	0.5428	56.3684	30.5967
11.5	1500	19	0.5428	78.9473	42.8525
12.5	1691	19	0.5428	89.0000	48.3092
13.5	1423	19	0.5428	74.8947	40.6528
14.5	1183	19	0.5428	62.2631	33.7964

236.2317

Netto voortplantingstempo, R_0 , vir 15 tweeweekperiodes = 236.2317

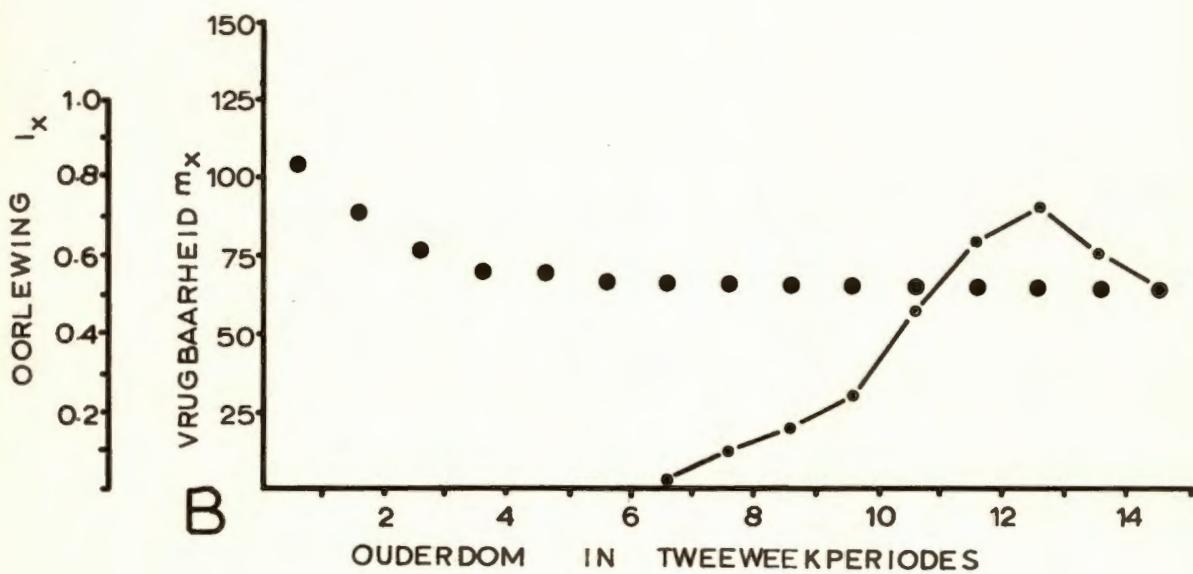
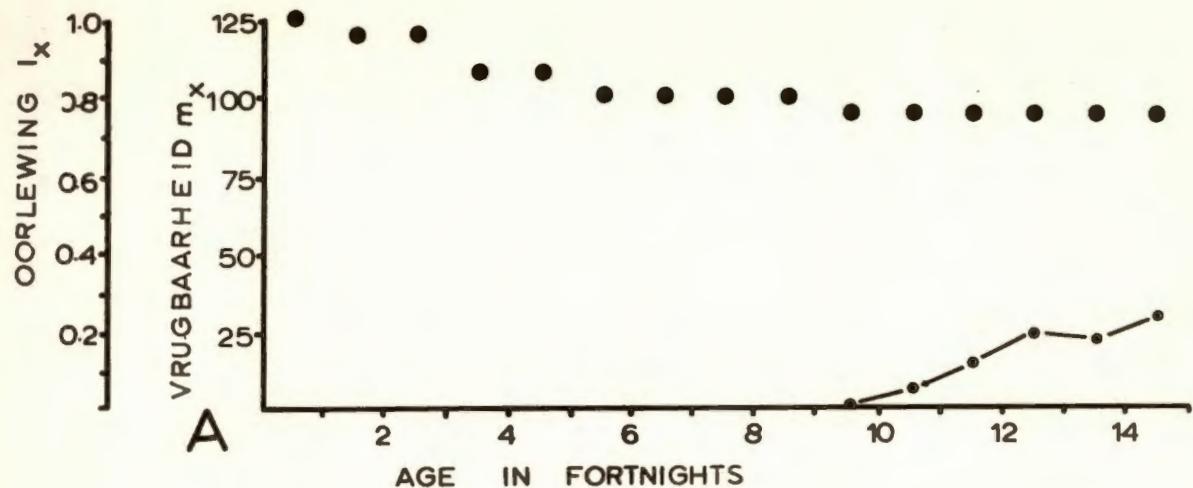


FIG. 6 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE OORLEWING (●) EN VRUGBAARHEID(○—○) VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B) BY 15°C.

By 27° en 25°C het B. tropicus na die 2de periode begin eiers lê. Daarteenoor het L. natalensis by dieselfde temperature, eers na die derde- en vierde periodes respektiewelik met eierlegging begin. B. tropicus het dus by hierdie twee temperature minstens 14 dae voor L. natalensis geslagsrypheid bereik en hierdie voordeel by al die ondersoekte temperature behou.

By 25°C het die eierproduksie van B. tropicus na die 9de periode skerp afgeneem en binne ongeveer 28 dae byna die nulpunt bereik. Na die 12de periode was dit egter nog ongeveer 50% van L. natalensis se maksimum vir alle temperature wat hierdie spesie by 18°C na 12 periodes bereik het. Trouens, die laagste maksimum eierproduksie van B. tropicus wat by 15°C aangeteken is, is nogtans gelykstaande aan die hoogste maksimum van L. natalensis wat by 18°C verkry is. B. tropicus het dus ook ten opsigte van eierproduksie 'n voorsprong bo L. natalensis.

Die aanvang van eierproduksie is deurgaans met verlaging van temperatuur vertraag. B. tropicus het by 15°C bv. eers gedurende die 7de periode begin eiers produseer vergeleke met die 3de periode by 27° en 25°C . Terwyl eierproduksie vir L. natalensis eers tydens die 10de periode in aanvang geneem het. Vir hierdie vertraging word egter in 'n groot mate gekompenseer deur 'n langer volgehoue en relatief hoë eierproduksie by die laer temperature.

By 18°C bereik L. natalensis en B. tropicus maksimum eierproduksie na die 13de en 11de periodes onderskeidelik maar waar dit die maksimum eierproduksie van L. natalensis

vir al die temperature is, is dit slegs ongeveer 50% van die maksimum vir B. tropicus.

Die eierproduksie van L. natalensis het in geen geval so 'n merkwaardige afname gedurende die alternerende tyds-intervalle getoon as die van B. tropicus nie en alhoewel eierlegging by albei spesies eers op 'n latere stadium bereik is nadat die temperatuur gedaal het, het eierproduksie van Lg. met dalende temperatuur toegeneem tot die maksimumwaarde van 75.4 eiers per slak per tweeweekperiode by 18°C . Dit is 'n skerp teëstelling met B. tropicus waar die grootste maksimum in die 7de tweeweekperiode by 27°C aangeteken is. By Lg. temperatuur het L. natalensis na 6.5 periodes reeds geen eiers meer geleë nie. Buitendien was die maksimum eierproduksie van hierdie spesie by 27° en 25°C besonder laag ($\pm 2 - 6$ eiers per slak per periode).

Alhoewel die maksimum eierproduksie vir B. tropicus by 27°C bereik is, wil dit voorkom asof temperatuur in die omgewing van 21°C optimaal is vir 'n volgehoue en relatief hoë eierproduksie deur hierdie spesie. Vir L. natalensis skyn 18°C optimaal te wees alhoewel eierproduksie eers na die 7de periode begin het.

L. natalensis reageer, met verwysing na die eierproduksie nie so drasties op veranderinge in temperatuur as B. tropicus nie en in die geval kan die afleiding gemaak word dat die grootte van 'n bevolking van L. natalensis nie so drasties sal verander by veranderende temperatuurtoestande nie.

Ten opsigte van oorlewing, is daar ook opmerklike verskille tussen die twee spesies by die verskillende temperatuur waargeneem.

Temperature van 25°C en hoër skyn ongunstig vir beide spesies te wees, alhoewel B. tropicus 'n hoër oorlewingspersentasie gedurende die eerste 10 periodes by 25°C gehandhaaf het as L. natalensis. Ten opsigte van die kort lewensduur egter, is die hoogste eierproduksie per tydseenheid vir B. tropicus juis by hierdie temperature aangeteken terwyl L. natalensis onder dieselfde toestande feitlik geen noemenswaardige hoeveelheid eiers kon produseer voor die algehele afsterwe van die bevolking nie.

By $21^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$ het L. natalensis n baie laer mortaliteit as B. tropicus ondervind. Trouens by 18°C was daar gedurende die hele waarnemingsperiode feitlik geen verliese by die L. natalensis kolonie nie. Vir L. natalensis kan 18°C dus beskou word as optimaal ten opsigte van beide eierproduksie en oorlewing. Die beste oorlewing vir B. tropicus oor die hele waarnemingsperiode, is by 15°C vasgestel, maar dit val nie, soos by L. natalensis met maksimale eierproduksie saam nie. Die voortplantingspotensiaal van hierdie spesie is egter by al die ondersoekte temperature hoër as dié van L. natalensis en die skynbaar voordeligste kombinasie van oorlewing en eierproduksie vir B. tropicus is by 21°C aangeteken.

Die eerste vyf weke skyn meer kritiek vir B. tropicus te wees daarin dat die spesie n baie hoër mortaliteit tydens die periode vertoon het, veral by temperature $21^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$.

L. natalensis daarenteen, het gedurende dieselfde periodes by 21° en 18°C geen mortaliteit ondervind nie, en by 15°C slegs 'n baie geringe persentasie.

Indien bogenoemde bewindinge ook onder natuurlike toestande sou stand hou, kan verwag word dat L. natalensis beter aangepas sal wees by temperature 21°C en laer. Hierdie bewering word gegrond op die onafgebroke hoë oorlewing en die hoër en meer gelykmatige eierproduksie by hierdie temperatuur. 'n Meer gelykmatige verspreiding met 'n relatief konstante bevolkingsdigtheid kan dus verwag word. Hierteenoor mag volgehoue temperature hoër as 21°C , 'n beperkende faktor in die verspreiding van L. natalensis wees.

B. tropicus skyn weer beter aangepas te wees by temperatuur hoër as 21°C as gevolg van die groter voortplantingspotensiaal by 27° en 25°C . Na aanleiding van die hoër aanvanklike mortaliteit en eierproduksie, kan 'n groter fluktusie in bevolkingsdigtheid verwag word. In teenstelling met L. natalensis kan 'n gegewe habitat baie vinniger deur B. tropicus bevolk word. Ook behoort die geografiese verspreiding van laasgenoemde spesie nie in so 'n groot mate deur temperatuur beïnvloed te word nie aangesien dié spesie baie beter by temperatuurskommelinge aangepas skyn te wees as L. natalensis.

8. DIE INVLOED VAN TEMPERATUUR OP DIE TEMPO VAN TOENAME:

Die verskillende „bevolkingsparameters“ is bereken uit die gegewens wat in die voorafgaande lewenstabelle saamgevat is. Aangesien die onderskeie bevolkings sover bekend

onder identiese toestande verkeer het, met slegs temperatuur as die variërende faktor, is dit nou moontlik om die optimum temperatuur vir bevolkingstoename, matematis te bereken.

Die waardes van die verskillende bevolkingsparameters is in tabel 15 uiteengesit. Die waardes is diagramaties in die vorm van histogramme uiteengesit vir 'n beter insig in die verskille tussen die parameters van die twee slakspesies. (fig. 7).

Volgens tabel 15, het die bepaalde tempo van toename, R , vir L. natalensis by al die temperature relatief konstant gebly met slegs 'n geringe toename namate die temperatuur daal om sodoeende die maksimum waarde by 18°C te bereik. Die R -waarde vir B. tropicus het egter 'n geleidelike afname by daling in temperatuur getoon. Die maksimum R -waarde is by 27°C verkry. Dit is deurgaans kleiner vir L. natalensis as vir B. tropicus.

Die intrinsieke tempo van natuurlike toename, r , het basies dieselfde patroon as die R -waardes vertoon. Ten opsigte van albei hierdie waardes (R en r) het die verskille tussen L. natalensis en B. tropicus ten gunste van laasgenoemde groter geword met stygende temperatuur.

Die netto voortplantingstempo, Ro , vir L. natalensis het, vanaf 9.85 by 25°C vinnig toegeneem tot 210.81 by 21°C om uiteindelik die maksimum waarde van 382.82 by 18°C te bereik, waarna dit weereens gedaal het tot 75.96 by 15°C . Die Ro waarde vir B. tropicus het vanaf 647.66 by 27°C , toegeneem tot 890.17 by 21°C , om daarna weer te daal tot 236.23

TABEL 15.

Bevolkingsparameters vir *L.natalensis* en *B.tropicus* bereken vanuit die lewenstabelle. (Tweeweeklikse waardes)

Temperatuur	Spesie	R.	r.	Ro.	G.G.T.
27°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	1.334	0.2883	3.58	4.39
	<u><i>B.tropicus</i></u>	4.285	1.4549	647.66	3.73
25°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	1.365	0.3111	9.85	6.78
	<u><i>B.tropicus</i></u>	4.064	1.4020	757.07	3.56
21°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	1.652	0.5020	210.81	10.75
	<u><i>B.tropicus</i></u>	3.475	1.2455	890.17	3.43
18°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	1.710	0.5365	382.82	10.96
	<u><i>B.tropicus</i></u>	2.244	0.8082	464.76	5.74
15°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	1.403	0.3385	75.96	12.65
	<u><i>B.tropicus</i></u>	1.637	0.4927	236.23	10.83

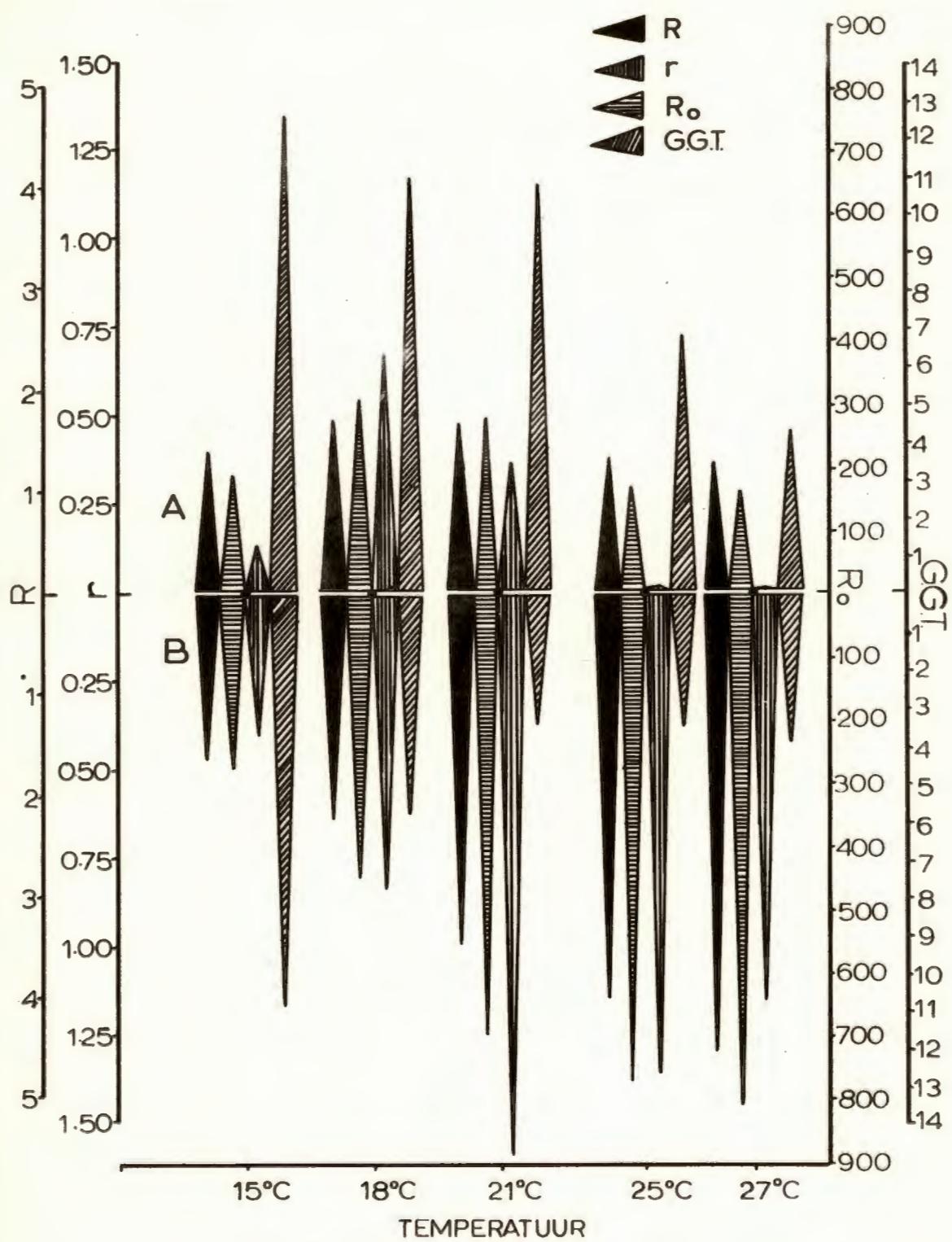
R. Bepaalde tempo van toename.

r. Intrinsieke tempo van natuurlike toename.

Ro. Netto voortplantingstempo.

G.G.T. Gemiddelde generasietyd.

FIG. 7. DIAGRAMATIESE VOORSTELLING VAN DIE BEVOLKINGS-PARAMETERS VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B)



by 15°C . Behalwe vir 18°C waar die verskil tussen die waardes vir die twee spesies die kleinste was, was dit by al die temperature baie groter vir B. tropicus as vir L. natalensis. Bokant 18°C het die verskil tussen hierdie waardes vir die twee spesies met stygende temperatuur steeds groter geword en wel ten gunste van B. tropicus.

Terwyl die gemiddelde generasieperiode, G.G.T., vir L. natalensis toegeneem het namate die temperatuur daal, het dit vir B. tropicus geleidelik afgeneem vanaf 27°C om by 21°C die minimum waarde van 3.43 te bereik. Namate die temperatuur egter verder daal, het die G.G.T. weer vinnig toegeneem en die maksimum waarde nl. 10.83 is by 15°C bereik. Hierdie waardes is deurgaans kleiner vir B. tropicus as vir L. natalensis maar die verskil tussen die twee spesies is die kleinste by 15° en 27° en die grootste by 21°C .

Volgens Slobodkin (1962), kan die intrinsieke tempo van natuurlike toename, r , en die netto voortplantingstempo, Ro , geassosieer word met die duur van die gemiddelde generasietyd. Met ander woorde indien r daal terwyl Ro konstant bly, sal die G.G.T. ooreenkomsdig langer wees.

Die relatief lae r - sowel as Ro waardes vir L. natalensis by 27° en 25°C , is 'n goeie aanduiding van die swak aangepastheid van die spesie by hierdie temperature. Alhoewel die G.G.T. die laagste by 27° en 25°C is, kan die bevolking as gevolg van die hoë mortaliteit en lae eierproduksie skaars bly voorbestaan.

Volgens die bevolkingsparameters is L. natalensis baie beter aangepas by die meer gematigde temperature. By 21°C is 'n R-waarde van 1.652 verkry, wat beteken dat een slak teoreties in staat is tot 'n nakomelingskap van 151.4 individue in 10 tweeweekperiodes. Alhoewel maksimum eierproduksie nie by die temperatuur bereik is nie, was dit nogtans van so'n aard dat die voortbestaan van die spesie by hierdie temperatuur verseker is.

By 'n konstante temperatuur van 18°C , is die maksimum R-, r-, en Ro waardes verkry en hierdie temperatuur moet dus as optimaal vir toename en voortbestaan van dié spesie beskou word. Soos by 21°C , was die G.G.T. egter relatief lank en dit kan dus verwag word dat 'n bevolking redelik lank sal neem om onder sodanige toestande gevestig te raak.

By 15°C benader die R-waarde dié by 27°C maar in teenstelling met laasgenoemde temperatuur kan die lae R-waarde by 15°C toegeskryf word aan die heelwat langer periode wat die slakke geneem het om geslagsvolwassenheid te bereik. Trouens, die Ro waarde was by hierdie temperatuur heelwat hoër as by beide 27° en 25°C . Die bevolking sal dus ten spyte van die relatief langer periode wat dit sal neem om te stabiliseer as gevolg van die groter G.G.T. neig om 'n groter omvang in populasie aan te neem.

Die besonder hoë voortplantingspotensiaal van B. tropicus by die verskillende temperature, word duidelik in die verskillende bevolkingsparameters weerspieël. By 27°C was toestande gunstig vir vinnige vermeerdering van die bevolking. Die maksimum R-waarde nl. 4.285 is by dié

temperatuur bereik wat teoreties beteken dat een slak ongeveer 2×10^6 indiwidue binne 10 periodes mag oplewer. Na aanleiding van die relatief kort G.G.T. aan die eenkant en die relatief hoë mortaliteit aan die ander kant, wil dit voorkom asof die drastiese bevolkingstoename noodsaaklik is om die voortbestaan van die spesie by dié temperatuur te verseker, dit wil sê die maksimum aantal indiwidue moet binne die kortste tydsbestek voortgebring word.

By 25°C was die tempo van toename ietwat laer, maar die slakke het die toestand beter oorleef, alhoewel die lewensduur nogtans baie kort was. Die verklaring van die R-waarde kan dus dieselfde wees as vir die gebeure by 27°C .

Die hoër netto voortplantingstempo nl. 890.168 wat oor 'n tydperk van 15 tweeweekperiodes by 21°C verkry is, en die laer r waarde, wek die verwagting van 'n meer geleidelike vermeerdering van die populasie by hierdie temperatuur. As die laer en meer reëlmatige mortaliteit in ag geneem word, kan dié temperatuur as optimaal beskou word vir 'n meer stabiele bevolking.

Eierproduksie het drasties verminder by $18^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$. Nogtans was die Ro waardes redelik hoog waardeur die voortbestaan van die bevolking verseker word. As gevolg van die langer G.G.T., veral by 15°C , sal die slakke egter heelwat langer neem om 'n gelykmatige aanwas te toon.

Alhoewel beide spesies by die verskillende temperature onder identiese toestande, gehou is, het die verskillende populasieparameters van die twee spesies heelwat van mekaar verskil. Die vraag ontstaan nou in hoe verre temperatuur

vir die verskille verantwoordelik was. Dit is baie onwaarskynlik dat enige ander faktor as temperatuur, vir die algemeen swak aanpasbaarheid van L. natalensis by 27°C en 25°C verantwoordelik was, aangesien slegs 'n enkele watersisteem vir al die temperature gebruik is. Waar dié temperature by L. natalensis 'n nadelige invloed op die algemene lewensaktiwiteit gehad het, het dit in die geval van B. tropicus 'n skynbaar prikkelende uitwerking gehad wat tot 'n hoë eierproduksie aanleiding gegee het.

Namate die temperatuur gedaal het, het die lewensduur van beide spesies langer geword, maar terwyl dit by L. natalensis 'n verhoging van die R waarde tot gevolg gehad het, het hierdie waarde by B. tropicus gedaal. Dit impliseer nie noodwendig 'n swakker aanpassing van laasgenoemde spesie nie, aangesien die hoogste Ro waarde sowel as die kortste G.G.T. by 21°C verkry is.

In teenstelling met B. tropicus het die laer temperature, veral 18°C , 'n voordeelige invloed op die tempo van toename vir L. natalensis gehad.

'n Temperatuur van 15°C het 'n relatief groot stremmende invloed op die verskillende parameterwaardes van beide spesies gehad, maar in verhouding met die ander temperature, is die waardes vir L. natalensis in 'n mindere mate deur die temperatuur geaffekteer as dié vir B. tropicus. Ten spyte hiervan is B. tropicus nogtans beter as L. natalensis aangepas by 15°C . Getuienis hiervan is sy hoër r waarde by hierdie temperatuur.

9. DIE GROEI VAN L. NATALENSIS EN B. TROPICUS ONDER BEHEERDE TOESTANDE

9.1 Invloed van temperatuur op die groeitempo

Tot dusver was die mees algemeen aanvaarde maatstaf vir die bepaling van die groeitempo van varswaterslakke die hoogte van die skulp. Navorsing in dié verband is o.a. deur Mc Mullen (1947) op Oncomelaria quadrasi gedoen. Die bepaling van die groeitempo van O. quadrasi en B. (Ph) nasutus productus, onder laboratorium toestande volgens bogenoemde tegniek het verder ook die aandag van Pesigan e.a. (1958) en Webbe (1962) geniet.

Vir die ouderdomsbepaling van 'n natuurlike populasie, het Shiff (1964) die grootte van B. (Ph) globosus, wat in die laboratorium by sekere temperature gehou is, gekorreleer met die grootte van slakke uit 'n natuurlike populasie. Hy het dus ouderdom van skulplengte probeer aflei.

In my eie ondersoek is die groeitempo van L. natalensis en B. tropicus onder beheerde toestande by verskillende temperature bepaal deur gewigstoename as maatstaf te gebruik. Uit die gegewens, wat in tabel 16 uiteengesit is, is die gemiddelde groeikrommes vir die twee spesies saamgestel (fige. 8 & 9). Die krommes is ge-ekstrapoleer tot zerotyd wat ooreenstem met die tyd waarop die eiers gelê is. 'n Analise van hierdie gegewens lei tot die volgende afleidings: By L. natalensis (fig. 8) kon, by al die temperature slegs 'n baie geringe toename in gewig tydens die eerste 2.5 maande vasgestel word. Hierdie groeivertraging is die opvallendste

TABEL 16

Gemiddelde gewig in gram, maandeliks bepaal, van L. natalensis en B.tropicus

Ouderdom in maande	Spesie	Temperatuur				
		27°C	25°C	21°C	18°C	15°C
1.5	<u>L.natalensis</u>	0.0182	0.0253	0.0169	0.0203	-
	<u>B.tropicus</u>	0.0441	0.0455	0.0243	0.0051	--
2.5	<u>L.natalensis</u>	0.0321	0.0405	0.0452	0.0598	-
	<u>B.tropicus</u>	0.1198	0.1286	0.0935	0.0421	-
3.5	<u>L.natalensis</u>	-	0.0656	0.0758	0.1269	0.0569
	<u>B.tropicus</u>	0.1782	0.1572	0.1452	0.0912	0.0423
4.5	<u>L.natalensis</u>	-	0.0906	0.1401	0.1902	0.1203
	<u>B.tropicus</u>	-	0.1980	0.1748	0.1298	0.0822
5.5	<u>L.natalensis</u>	-	-	0.1803	0.2262	0.1953
	<u>B.tropicus</u>	-	-	0.2170	0.1734	0.1272
6.5	<u>L.natalensis</u>	-	-	0.1682	0.2475	0.2534
	<u>B.tropicus</u>	-	-	0.2455	0.2260	0.1780

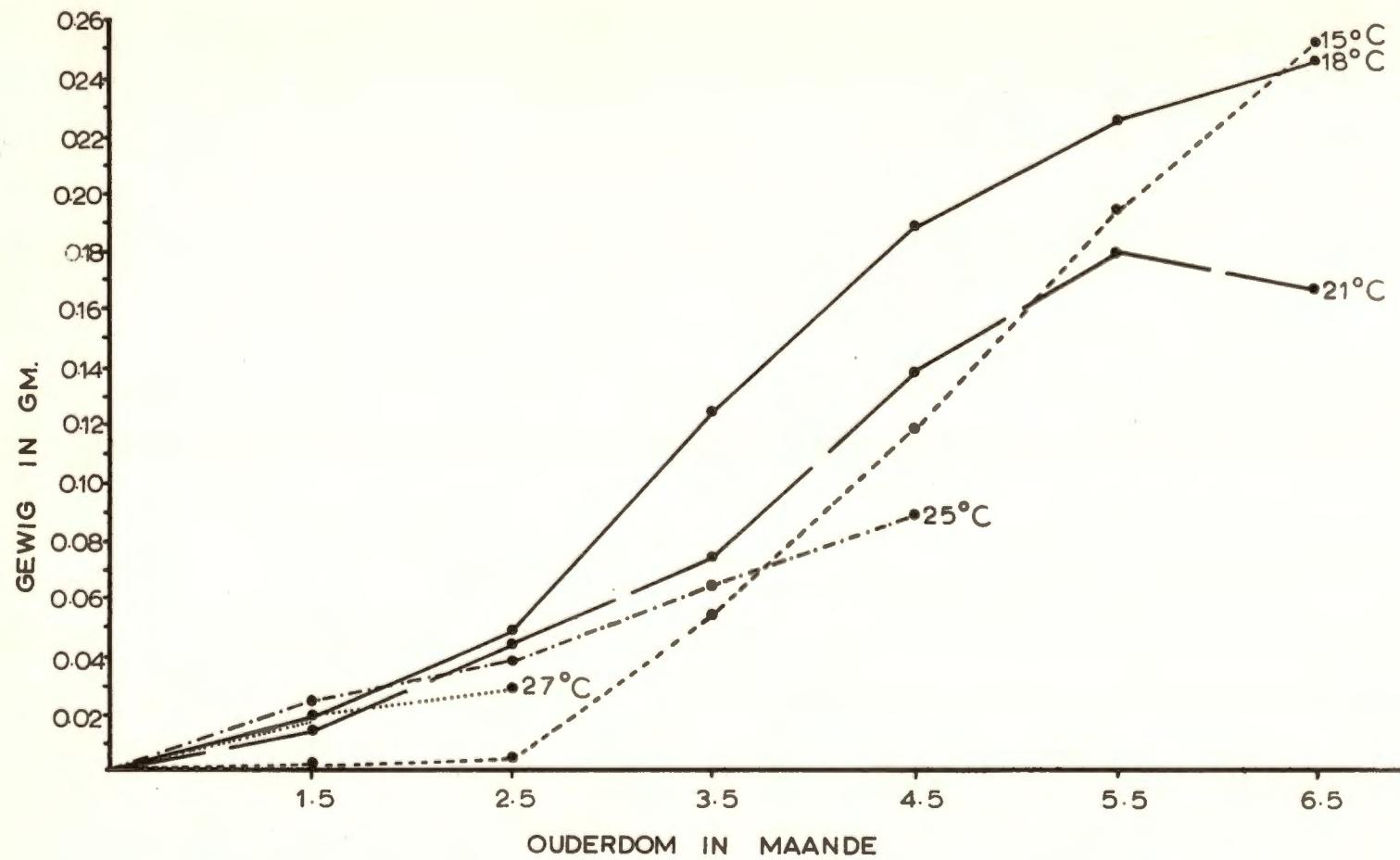


FIG. 8 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE GEMIDDELDE GROEISNELHEID VAN
L. NATALENSIS BY KONSTANTE TEMPERATURE.

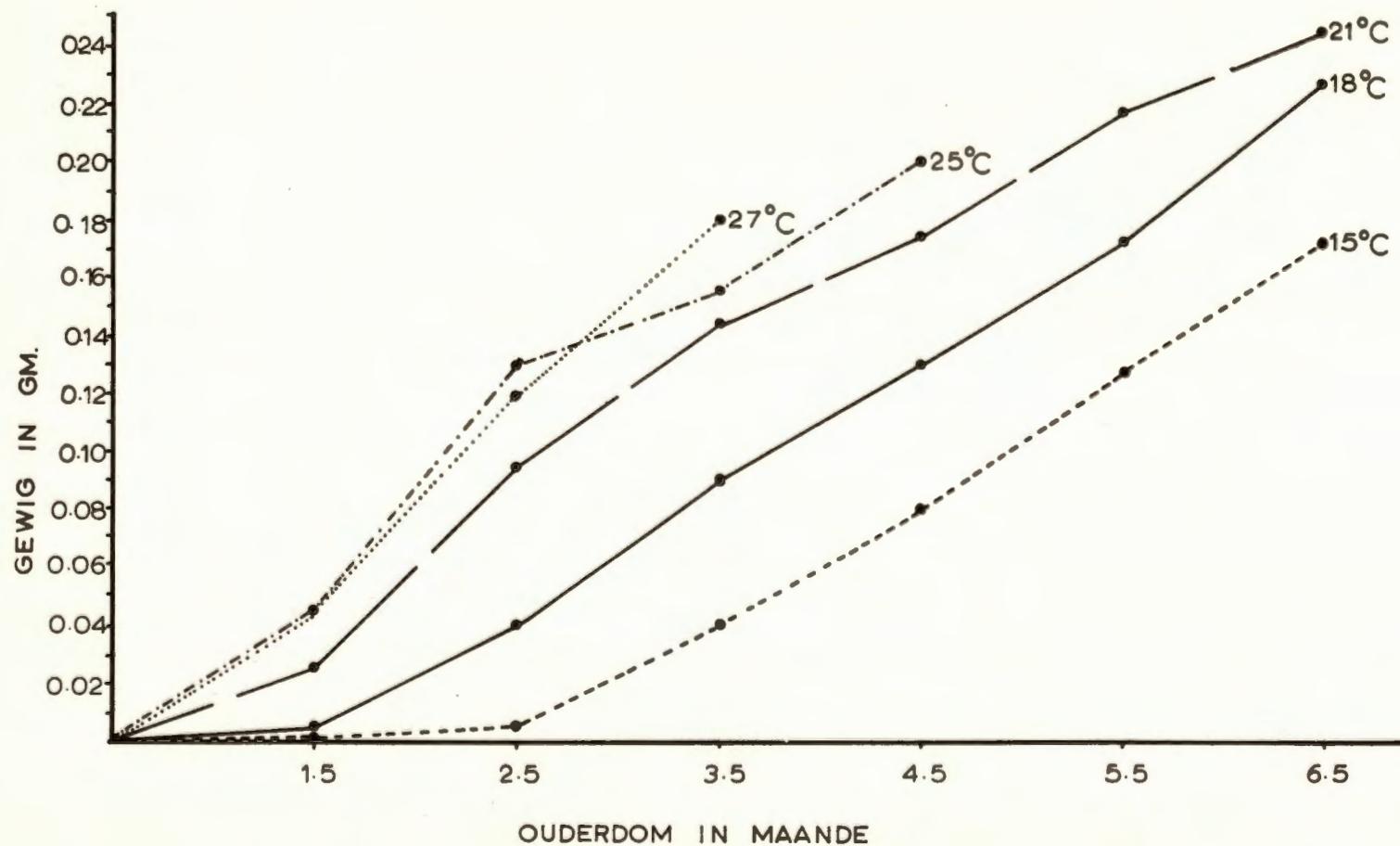


FIG. 9 GRAFIESE VOORSTELLING VAN DIE GEMIDDELDE GROEISNELHEID VAN B. TROPICUS BY KONSTANTE TEMPERATURE.

by 15°C . By $27^{\circ} - 18^{\circ}\text{C}$ was daar tydens hierdie tydperk feitlik geen verskil in gewigstename nie.

Gedurende die tydperk 15-2.5 maande was daar naastenby 'n parallelle toename in gewig by 21° en 18°C en weer by 27° en 25°C . Oor die algemeen het die gewigstename by 27° en 25°C besonder laag gebly. Afgesien van die moontlike stremende invloed van temperatuur op die metabolisme aktiwiteite, mag die afwesigheid van alge en diatome in die diëet van dié spesie, na die eerste maand, moontlik tot die vertraging in gewigstename bygedra het.

Die grootste toename in gewig by enige temperatuur na 2.5 maande, nl. 0.07 gm per maand, is by 18°C vasgestel, terwyl die grootste gewigstename van 0.06 gm en 0.07 gm by 21° en 15°C onderskeidelik eers na 3.5 en 4.5 maande ingetree het.

Die gunstigste temperatuur vir vinnige groei was dus 18° tot 15°C , terwyl die deurgaans beste gemiddelde groei-tempo by 18°C ondervind is.

By 21°C is die maksimum gemiddelde groei na 5.5 maande bereik. Gedurende die 5.5 - 6.5 maand periode het die groei-kurve 'n afwaartse neiging getoon wat egter toegeskryf kan word aan die dood van 'n groot aantal individue in die swaarder gewigsgroepe.

Volgens fig. 9 het B. tropicus by al die temperature behalwe 15°C , die kleinste toename in gewig tydens die 0.0 - 1.5 maand periode ondervind. By 15°C is die vertraagde groei vir 2.5 maande volgehou. Tydens die 0.0 - 1.5 maand periode is egter ook die grootste verskil in groeitempo by die ver-

skillende temperature ondervind. Uitsonderings is egter by 18° en 15°C aan die eenkant en 27° en 25°C aan die anderkant waar die toename in gewig naastenby dieselfde was.

Die grootste gewigstoename per tydseenheid het gedurende die 1.5 - 2.5 maand periode voorgekom by $27^{\circ} - 21^{\circ}\text{C}$. Hierdie tempo ($0.06 - 0.08 \text{ gm per maand}$) is na 2.5 maande slegs by 27°C volgehou. By al die ander temperature was die gewigstoename na 2.5 maande ongeveer $0.04 \text{ gm per maand}$. Die laasgenoemde tempo is by $21^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$ volgehou vir die hele verloop van die eksperiment wat 6.5 maande geduur het.

Volgens die groeikrommes en die tye waarop B. tropicus begin eiers lê het, wil dit voorkom asof eierproduksie begin slegs wanneer 'n bepaalde gewig (ongeveer $0.02 - 0.04 \text{ gm per slak}$) bereik is en nie met die ouderdom van die slak korreleerbaar is nie. By 27° en 21°C is die betrokke gewigsgrens reeds gedurende die 1.5 maand periode bereik, terwyl dit by 18° en 15°C eers gedurende die 2.5 en 3.5 maande onderskeidelik bereik is. Eierproduksie het by die temperature op dieselfde ouderdomstye 'n aanvang geneem. Statisties blyk bogenoemde bewering egter nie betekenisvol te wees nie.

Volgens die groeikrommes en die afleidings wat daaruit gemaak is, kan 'n duidelike verskil in grocitempo by die onderskeie temperature tussen die twee slakspesies waargeneem word.

Die grocitempo van L. natalensis by 27° en 25°C verskil geheel en al van die van B. tropicus en het deurgaans besonder laag gebly. Voorts wil dit voorkom asof die algemene neiging van die groeikrommes van L. natalensis feitlik

die teenoorgestelde van dié van B. tropicus is. Waar die gewigstoename in die geval van die laasgenoemde spesie vinniger plaasvind met stygende temperatuur, word by L. natalensis die omgekeerde hiervan waargeneem.

Die verskille tussen die twee spesies val baie goed saam met die verskille ten opsigte van hul voortplantingspotensiaal en mortaliteit. Alhoewel die tempo van gewigstoename van B. tropicus met stygende temperatuur versnel en alhoewel die hoogste aantal eiers per tydseenheid by 27°C verkry is, is optimum temperatuurwaardes vir volgehoue relatief hoë eierproduksie en lae mortaliteit in die omgewing van 21°C . By hierdie temperatuur is ook die mees statisties normale groeikurwe verkry. Dit wil dus voorkom asof die vinniger toename in gewig by 27° en 25°C 'n aanpassing is vir maksimum eierproduksie binne die bestek van 'n baie kort periode. Dit rus hom dus toe om ook in tydelike habitatte by hoë temperatuur te kan bestaan. Vir L. natalensis was $18^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$ optimaal vir 'n vinnige groeitempo terwyl die beste gemiddelde groei by 18°C verkry is. Dit is trouens ook die temperatuur waar die hoogste eierproduksie en beste oorlewing gehandhaaf is. By die hoër temperature, 27° en 25°C , was eierproduksie in teenstelling met B. tropicus feitlik ignoreerbaar klein terwyl ook 'n besonder hoë mortaliteit ondervind is. L. natalensis is dus beslis nie so goed aangepas vir 'n suksesvolle voortbestaan in tydelike habitatte by hoë temperatuur nie.

Hoë temperature mag dus 'n groter beperkende invloed op die verspreiding van L. natalensis hé.

9.2 Invloed van temperatuur op die gewigsverspreiding in 'n bevolking

'n Aansienlike mate van individuele variasie kom voor in die groeitempo van varswaterslakke, veral in 'n beperkte omgewing soos 'n akwarium (Shiff, 1964). Dieselfde verskynsel is tydens die voorgaande eksperiment ondervind soos duidelik in die histogramme, fig. 10 - 15, gesien kan word en waaruit die volgende afleidings gemaak kan word.

Die gewigsverspreiding vir L. natalensis gedurende die 0.0 - 1.5 maand periode was relatief klein (fig. 10). By 25°C het 6 gewigsgroepe voorgekom en by 27° , 21° en 18°C net 4.

Tydens die vroeë stadium van ontwikkeling is dit reeds duidelik waarneembaar dat 18°C optimaal vir vinnige toename in gewig is, aangesien alreeds 10 individue in die 30 mgm gewigsgroep gevallen het vergeleke met 4, 7 en 7 by 27° en 25° en 21°C onderskeidelik. By 27°C was toename in gewig aansienlik vertraag en het die grootste aantal individue (16) nog steeds in die 6 mgm gewigsgroep gevallen.

Die minimum gewig per eksemplaar vir L. natalensis, by al die temperature, het tot en met die 4.5 maand periode naastenby dieselfde gebly maar na dié periode was dit by 15°C laer as by die ander temperature. Die hoogste minimum waarde by hierdie temperatuur is eers na 6.5 maande bereik.

Na 'n onregmatige fluktuasie tydens die 1.5 - 2.5 maand periode, het die maksimum gewigswaarde van al die ouer ouderdomsgroepe met dalende temperatuur tot by 18°C toegeneem. Na 6.5 maande is die hoogste maksimum gewigs-

FIG.10 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L.NATALENSIS(A) EN B.TROPICUS(B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUUR TOESTANDE GETEEL IS. OUDERDOM 1.5 MAANDE

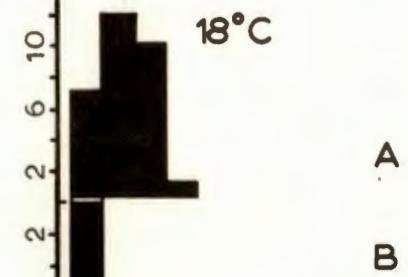
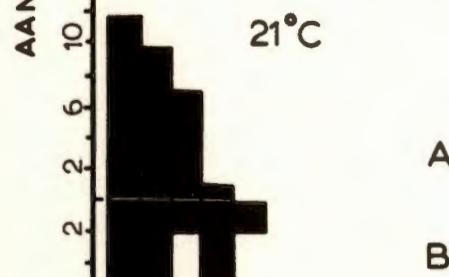
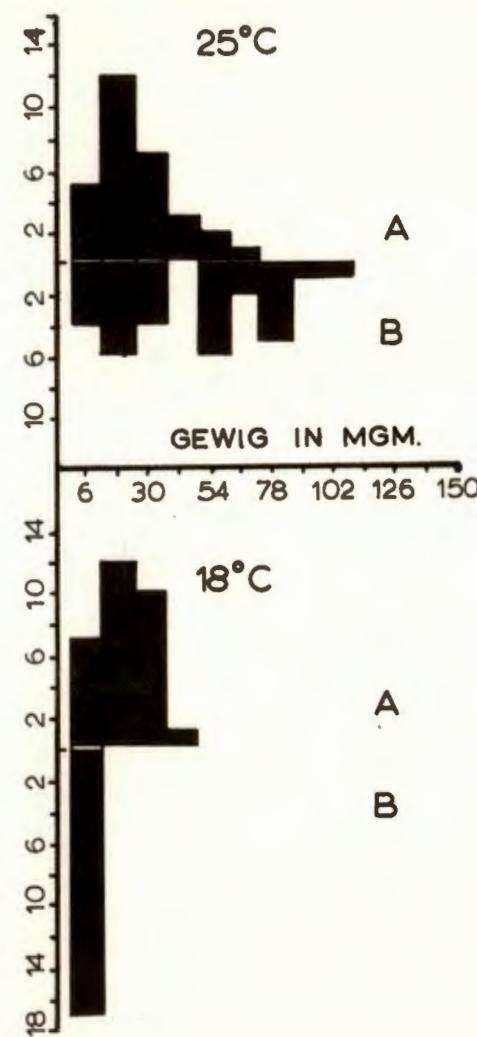
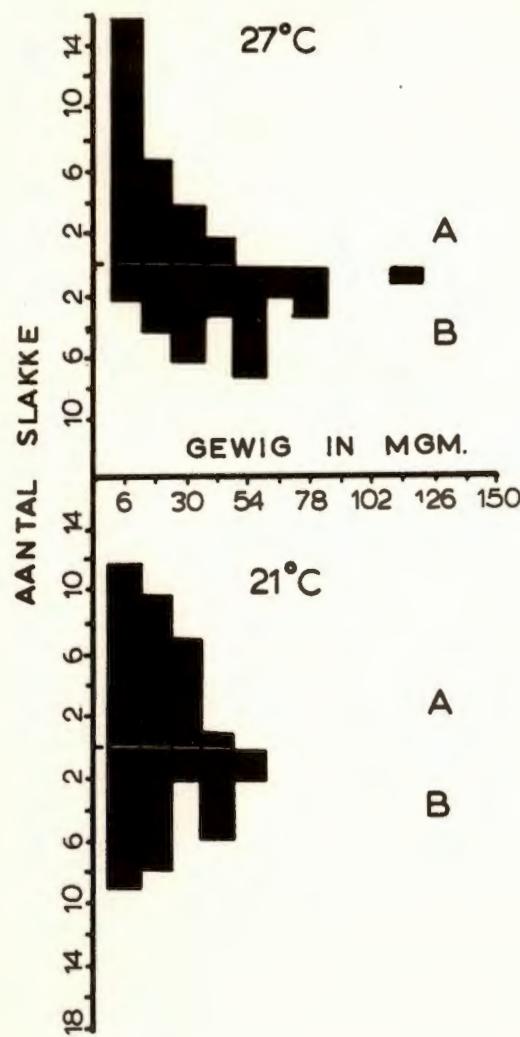


FIG. 11 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUURTOESTANDE GETEEL IS. OUDERDCM 2.5 MAANDE.

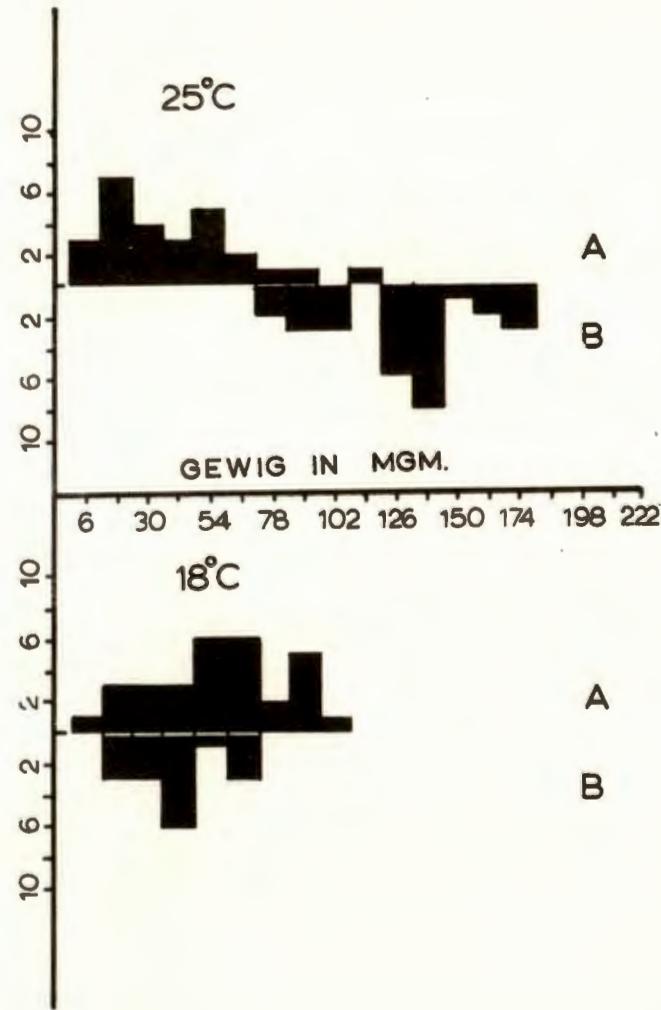
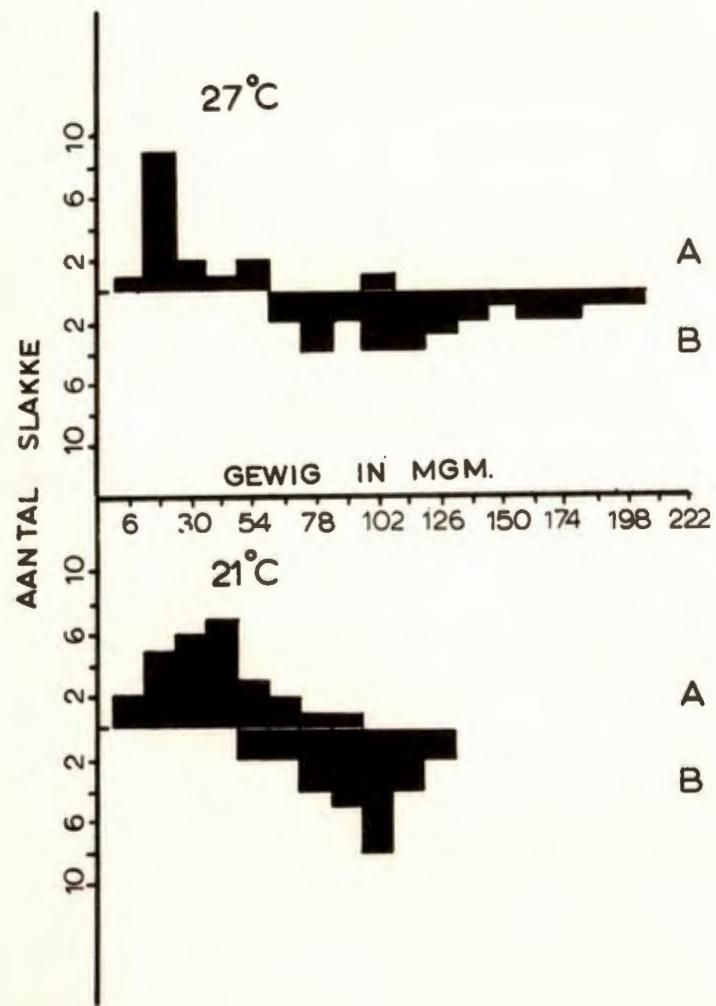


FIG.12 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L.NATALENSIS(A) EN B.TROPICUS (B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUURTOESTANDE GETEEL IS. OUDERDOM 3.5 MAANDE.

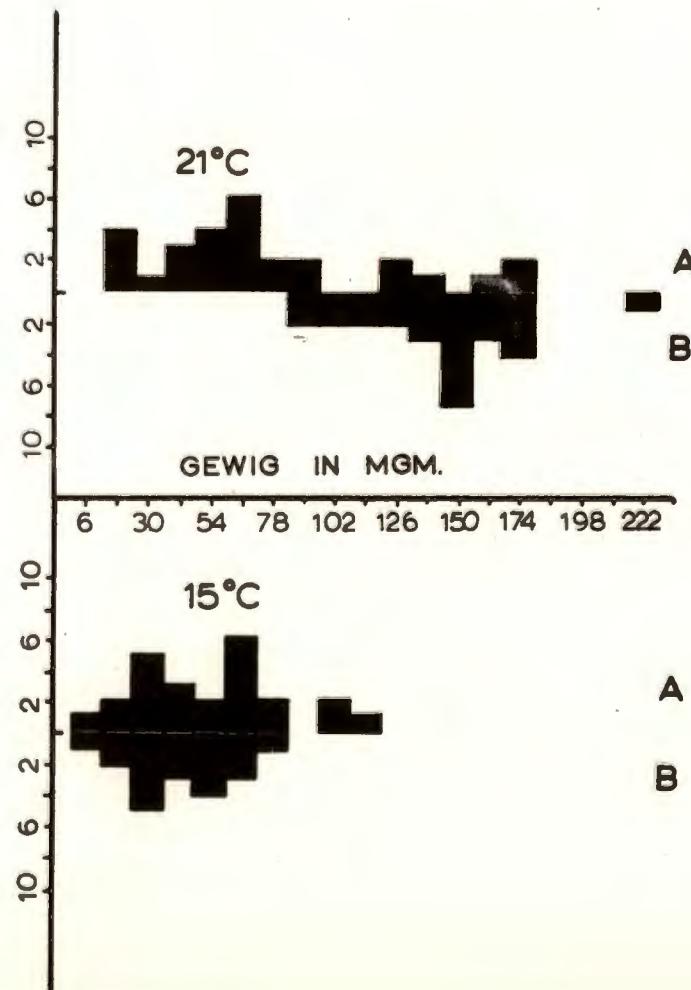
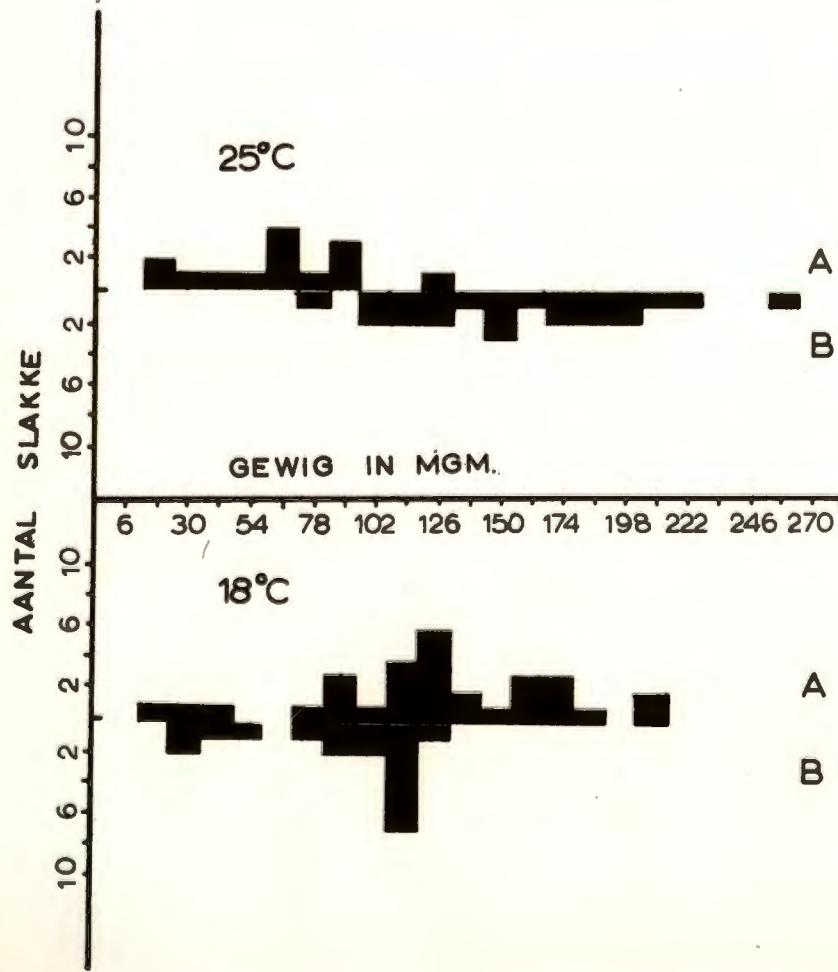


FIG. 13 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUURTOESTANDE GETEEL IS. OUDERDOM 4.5 MAANDE.

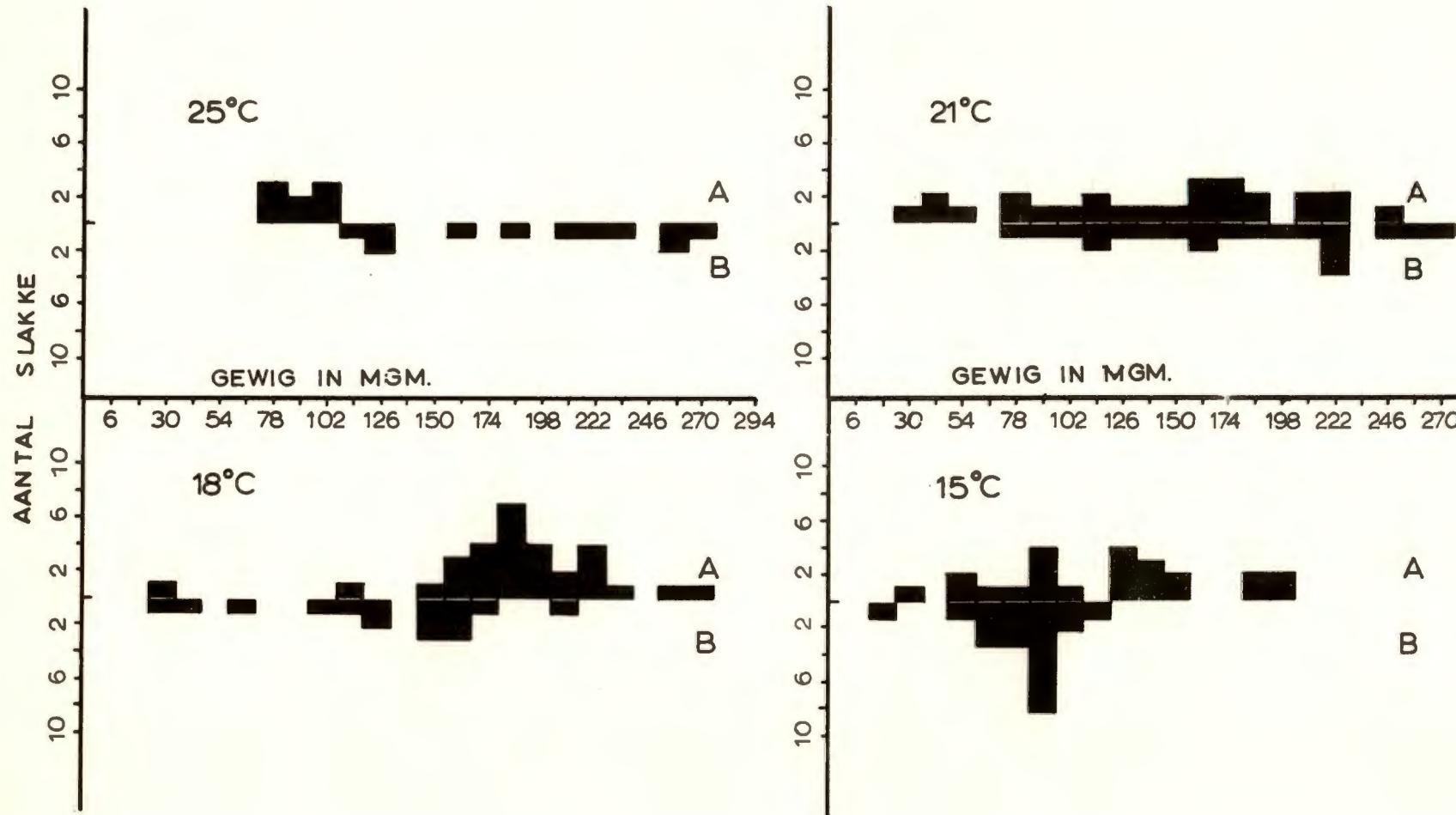


FIG. 14 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L.NATALENSIS (A) EN B.TROPICUS (B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUURTOESTANDE GETEEL IS. OUDERDOM 5.5 MAANDE.

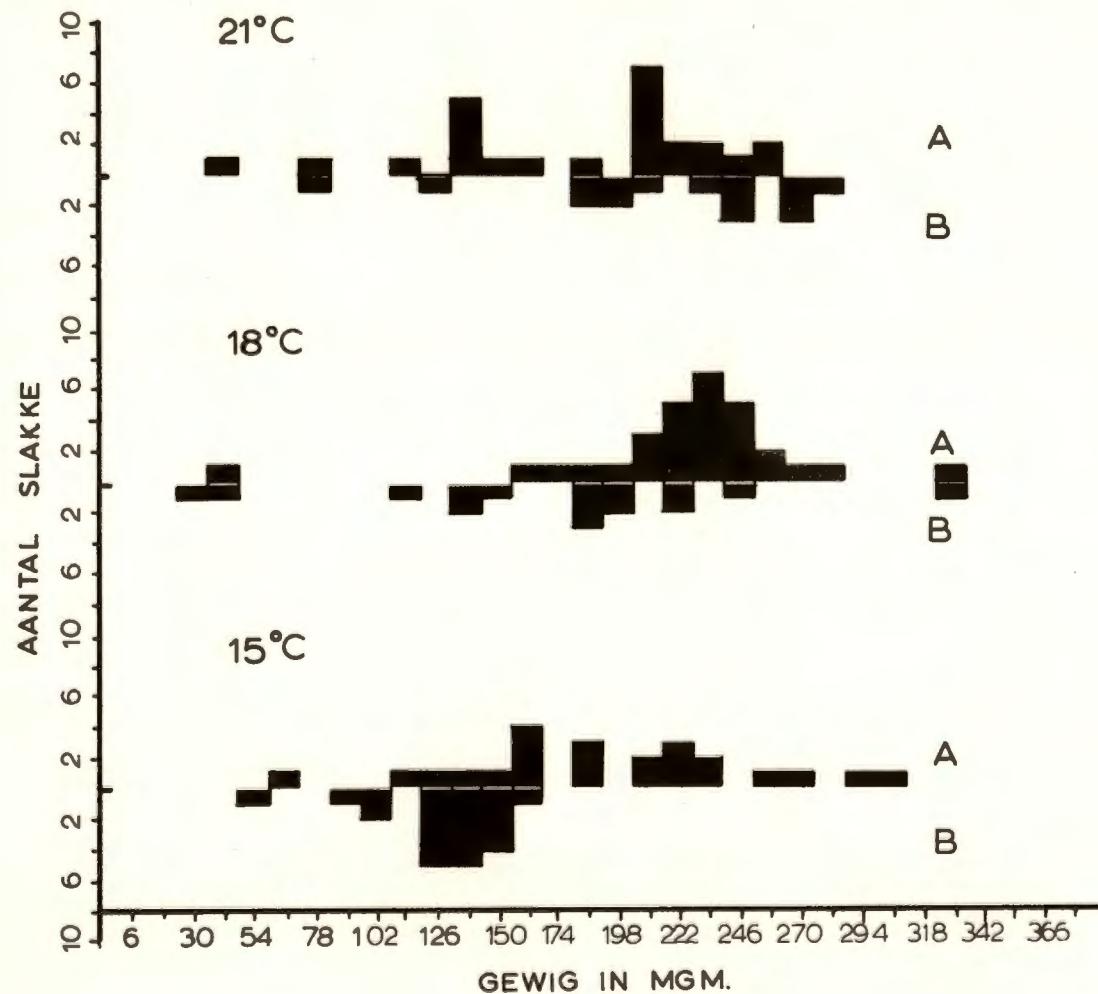
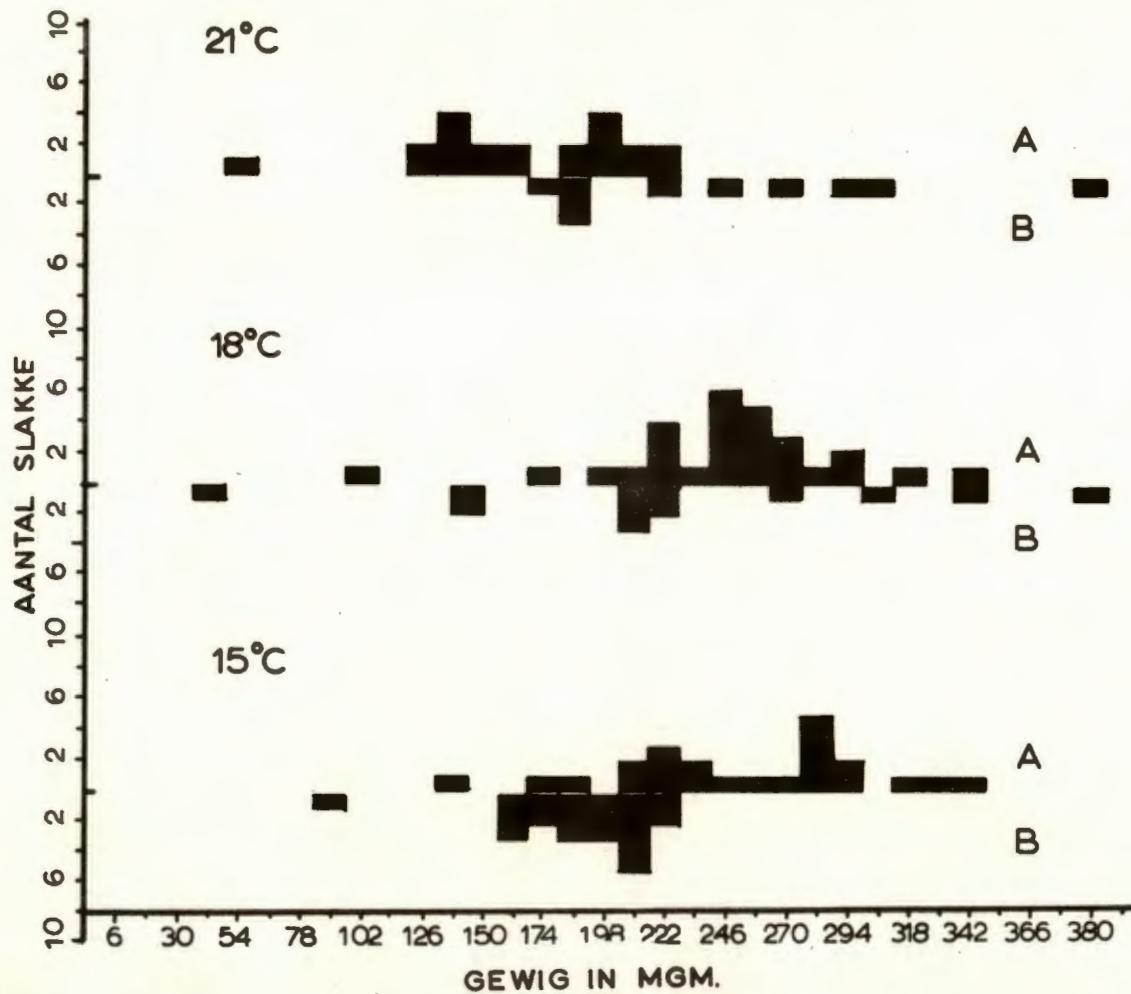


FIG. 15 HISTOGRAMME VAN DIE GEWIGSVERSPREIDING VAN L. NATALENSIS (A) EN B. TROPICUS (B)
WAT ONDER BEHEERDE TEMPERATUURTOESTANDE GETEEL IS. OUDERDOM 6.5 MAANDE.



waarde by 18° en 15°C aangeteken.

Die gewig per eksemplaar van die modaalklas oor die hele waarnemingsperiode het met daling in temperatuur toegenem, behalwe gedurende die 3.5, 4.5 en 5.5 maand periodes waar dit by 18°C hoër was as by 15°C . Na 6.5 maande is die hoogste waarde by 15°C aangeteken.

Vir B. tropicus is die gewigsverspreiding in fige 10B - 15B uiteengesit.

Gedurende die 0.0 - 1.5 maand periode was die gewigsverspreiding by 27° en 25°C naastenby dieselfde, maar by die laer temperature 21° - 15°C , was die toename in gewig klein en die gewigsverspreiding baie beperk. By 18°C byvoorbeeld het al die individue tydens hierdie periode in die 6 mgm gewigsgroep gevval.

Die minimumgewig per eksemplaar in die verskillende ouderdomsintervalle, behalwe gedurende die 5.5 maand periode, het geneig om af te neem namate die temperatuur daal. Na 6.5 maande is die hoogste minimumgewigswaarde by 21°C verkry. Die kolonies by 25° en 27° was op hierdie stadium heeltemal uitgesterf.

Behalwe gedurende die 5.5 maand periode, het die maksimum gewig by al die temperature onderkant 25°C met dalende temperatuur afgeneem. Na 6.5 maande is die hoogste maksimum gewigswaarde by 21° en 18°C bereik.

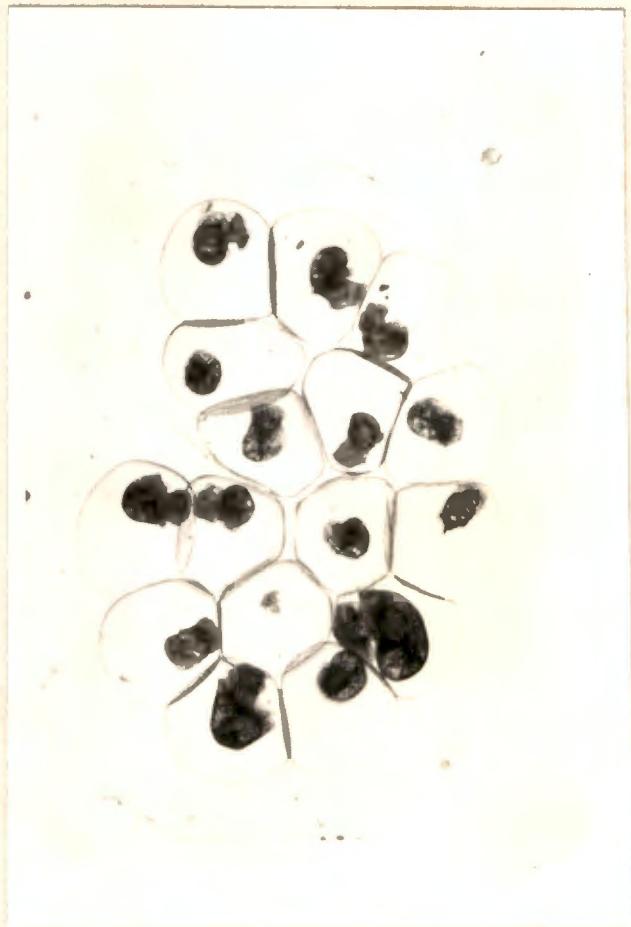
Die gewig per eksemplaar van die modaalklas het by al die temperature laer as 25°C afgeneem namate die temperatuur

gedaal het tot en met die end van 5.5 maande. Gedurende die 6.5 maand periode was dit egter by 18° en 15°C die hoogste. Die hoogste waarde vir alle temperature is by 25°C gedurende die 4.5 maand periode aangeteken.

Ook wat die gewigsverspreiding van L. natalensis en B. tropicus betref, is daar 'n radikale verskil tussen die 2 spesies by die verskillende temperature. Reeds tydens die 0.0 - 1.5 maand periode het die verskille na vore gekom. Terwyl die grootste aantal indiwidue vir L. natalensis geneig het om na die swaarder gewigsgroepe te verskuif namate die temperatuur daal tot by 18°C , het die grootste aantal indiwidue in die geval van B. tropicus na die swaarder gewigsgroepe verskuif namate die temperatuur gestyg het.

Die aanvanklike gewigsverspreiding vir B. tropicus by die hoër temperature, 27° en 25°C , het 'n wyer omvang aangeneem as vir L. natalensis. Dit kan moontlik toegeskryf word aan die groot mate van indiwiduele variasie wat alreeds tydens die embrionale fase sigbaar is. Plaat 3, 'n mikrofoto van 'n tipiese eierpakkie van B. tropicus by 27°C , toon duidelik die indiwiduele variasie tydens dié vroeë stadium van ontwikkeling. Geen waarneembare verskille in grootte van die ontwikkellende embrios kon vir L. natalensis vasgestel word nie, (met ander woorde selfs tydens die embrionale stadium van ontwikkeling is die toename in grootte van B. tropicus in 'n groter mate onderworpe aan die invloed van temperatuur).

Die indiwiduele variasie in grootte het egter nie in al die eierpakkies voorgekom nie, maar dit is wel vasgestel dat die ~~individuale~~ variasie by 'n groter aantal eierpakkies by



Plaat 3.

die hoër temperature $27^{\circ} - 25^{\circ}\text{C}$ voorgekom het as by temperature $21^{\circ} - 15^{\circ}\text{C}$. Die variasiekoëffisiënt met betrekking tot die gewig per eksemplaar van beide spesies, is in tabel 17 saamgevat. Dit is besonder opvallend dat, sodra die slakke geslagsvolwassenheid bereik, daar 'n skerp styging in die variasie koëffisiënt, veral by L. natalensis, voorgekom het. Namate meer indiwidue van die spesie egter by die verskillende temperature begin eiers lê het, het die variasiekoëffisiënt merkbaar kleiner geword. Hier teenoor volg die v.k. van B. tropicus deurgaans 'n onreëlmatige kromme. Die fluktuasie mag in verband gebring word met die karakteristieke piekvormende ritme van die eierproduksie. L. natalensis het deurgaans 'n meer reëlmatige daaglikse eierproduksie gehandhaaf, terwyl vir B. tropicus 'n groter daaglikse variasie in eierproduksie voorgekom het. Dit kan beteken dat vir B. tropicus gedurende sommige periodes van weging, 'n groot persentasie indiwidue van een of meer groepe pas klaar eiers gelê het waardeur 'n relatief klein variasie koëffisiënt met betrekking tot gewig verkry sal word of andersins, dat die eierpakkies in indiwiduele slakke, in verskillende stadiums van ontwikkeling is wat 'n hoër variasie koëffisiënt tot gevolg sal hê.

Alhoewel die variasiekoëffisiënt van beide spesies deur verskeie faktore beïnvloed mag word, waarvan voedselverbruik, indiwiduele variasie tydens die embrionale ontwikkeling en die moontlik nadelige effek op die groeitempo as gevolg van oorbevolking, van die belangrikste faktore mag wees, kan die variasiekoëffisiënt nogtans dien as 'n goeie aanwysing van die voortplantings potensiaal van 'n sodanige bevolking. Die v.k. het, in die geval van L. natalensis byvoorbeeld skerp gestyg sodra eierproduksie begin het, naar skerp afgeneem

TABEL 17.

Die variasiekoeffisiënt m.b.t. gewig van *L.natalensis* en *B.tropicus*.

Temperatuur	Spesie	Ouderdom in maande					
		1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5
27°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	101.70	79.86	-	-	-	-
	<u><i>B.tropicus</i></u>	56.78	320.60	406.28	-	-	-
25°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	59.68	64.70	45.70	14.98	-	-
	<u><i>B.tropicus</i></u>	60.87	21.95	287.65	296.76	-	-
21°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	65.38	715.04	602.24	434.61	388.46	242.39
	<u><i>B.tropicus</i></u>	64.44	19.95	21.43	328.08	268.57	308.75
18°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	476.30	43.06	363.50	231.80	209.99	181.49
	<u><i>B.tropicus</i></u>	624.58	36.47	358.19	380.20	427.10	397.16
15°C	<u><i>L.natalensis</i></u>	-	-	52.2	409.06	296.001	198.14
	<u><i>B.tropicus</i></u>	-	-	42.59	23.31	20.11	207.52

namate meer individue in die bevolking geslagsryp geword het. Dieselfde verskynsel geld vir B. tropicus, hoewel nie in so 'n groot mate nie, wat moontlik toegeskryf kan word aan die meer gelyktydige bereiking van geslagsrypheid van al die individue in die bevolking.

10. BESPREKING

In die voorafgaande uiteensetting en bespreking van die resultate, is die moontlike belang van die invloed van temperatuur op sekere fisiologiese aspekte van die twee slakspesies beklemtoon. Opvallend in dié verband is die radikale verskil tussen die spesies by dieselfde temperatuur toestande. Hierdie verskille, soos vasgestel onder laboratoriumtoestande, mag 'n belangrike rol in die geografiese verspreidingspatroon van beide spesies speel.

'n Konstante temperatuur van 30°C , was vir beide spesies geheel en al ongeskik om voort te bestaan. Dit wil nie sê dat slakke by dié temperatuur glad nie sal leef nie. Trouens, in die ondersoek het die pas uitgebroeide slakke selfs vir nog twee weke die toestande oorleef. Dit is egter baie onwaarskynlik dat 'n kolonie slakke met normale ouerdomsverspreiding van beide spesies onder sodanige toestande sal voorkom.

Met slegs 'n geringe daling in temperatuur van 3°C , het toestande vir oorlewing aansienlik verbeter. Die lewensduur van beide spesies was egter nog besonder kort. Terwyl 'n konstante temperatuur van 27°C 'n beperkende faktor vir L. natalensis was wat betref oorlewing, vrugbaarheid en

groeitempo, het B. tropicus sy maksimum eierproduksie en grootste gewigtoename per tydseenheid by hierdie temperatuur bereik. Laasgenoemde spesie het dus reeds 'n groot voorsprong bo L. natalensis by dié temperatuur.

Die verskille tussen die twee spesies ten opsigte van eierproduksie, oorlewing en groeitempo het enigsins kleiner geword namate die temperatuur tot by 25°C gedaal het. Die % oorlewing by 25°C was na 12 periodes vir beide spesies naastenby dieselfde. Die grootste verskille is egter ten opsigte van die vrugbaarheidspotensiaal en groeitempo waargeneem. Soos by 27°C , het B. tropicus weereens 'n vinnige groeitempo gehandhaaf terwyl eierproduksie feitlik dieselfde hoë vlak as by 27°C bereik het. By L. natalensis het slegs 'n geringe verhoging in eierproduksie en groeitempo verraai, wat egter heeltemal onvoldoende was vir 'n stabiele bevolkingstoename.

Bu 21°C het toestande vir L. natalensis aansienlik verbeter. Nie alleen het die slakke 'n baie hoër oorlewing gehandhaaf nie, maar ook het die eierproduksie aansienlik verbeter. 'n Relatief vinnige groeitempo is deurgaans gehandhaaf tot aan die end van 5.5 maande waarna dit opvallend afgeneem het. Die afwaartse neiging wat die groeikurwe na dié periode getoon het (fig. 8), bewys dat 'n hoë mortaliteit onder 'n groot aantal individue in die swaarder gewigsgroepe voorgekom het. Dit wil dus voorkom asof selfs 21°C op die lange duur 'n beperkende faktor vir die vestiging van 'n bevolking van L. natalensis mag wees. By dié temperatuur het B. tropicus se eierproduksie begin afneem. Nogtans kan 21°C op grond van die volgende relatief hoë eierproduksie, (die maksimum Ro waarde is by die temperatuur verkry, meer reëlmatige morta-

liteitsverspreiding, en die statisties mees normale groei-kurwe as optimaal vir die spesie beskou word. Dit is opval-lend dat die groot gaping wat daar tussen die twee spesies by 27°C en 25°C bestaan het, by 21°C alreeds aansienlik gekrimp het.

L. natalensis het sy maksimum eierproduksie by 18°C bereik. As die % oorlewing en die groeitempo ook in ag geneem word, kan die temperatuur tereg as optimaal vir dié spesie beskou word. As gevolg van die langer periode wat die slakke neem om geslagsvolwassenheid te bereik, mag dit egter langer neem voordat die bevolking behoorlik gevestig sal wees. By 18°C het B. tropicus min of meer teen dieselfde tempo as L. natalensis eiers geproduseer, maar dit was slegs ongeveer 50% van die eierproduksie van B. tropicus by die hoër temperature. Aanvanklik was die grocitempo aansienlik vertraag, maar na ongeveer 2 maande het die groeitempo versnel. Dit is slegs by 18° en 15°C waar L. natalensis deurgaans vinniger as B. tropicus gegroei het.

By 15°C , was die periode voor eierproduksie aansienlik uitgerek. Verhoudingsgewys was L. natalensis wat eierproduksie betref, beter by dié toestande aangepas as B. tropicus. Alhoewel die oorlewingswaardes vir B. tropicus by 15°C beter was as by die ander temperature, het L. natalensis, nieteenstaande 'n hoër mortaliteit as by 18°C , nogtans die invloed van temperatuur by 15°C beter as B. tropicus oorleef. By 15°C het die gemiddelde gewig van L. natalensis uiteindelik die hoogste gemiddelde waarde vir al die temperature bereik. Dit is terloops ook die hoogste gewigswaarde vir beide spesies by al die temperature wat ondersoek is. Vir B. tropicus

is by 15°C 'n ongeveer 33% laer gewigstoename as vir L. natalensis aangeteken. Alhoewel laasgenoemde spesie langer geneem het om gekondisioneerd te raak aan die temperatuur, was 15°C dus optimaal vir toename in gewig.

Volgens bogenoemde bespreking, kan die afleiding gemaak word dat L. natalensis se grense van verdraagsaamheid ten opsigte van temperatuur baie nouer is as die van B. tropicus. Indien die bewering korrek is, kan verwag word dat die voor-koms van dié spesie slegs tot sekere geografiese gebiede beperk sal wees, met ander woorde in gebiede wat binne hierdie verdraagsaamheidsgrense val. Ook kan verwag word dat dié spesie, as gevolg van die temperatuurstratifikasie van die water, 'n aansienlike vertikale migrasie in 'n betrokke habitat sal hê. B. tropicus, daarenteen, het 'n baie wye omvang van verdraagsaamheid ten opsigte van temperatuur geopenbaar. Dit wil dus voorkom asof dit nie in so 'n groot mate 'n beperkende faktor in die verspreiding van dié spesie sal wees nie en daar kan verwag word dat die verspreiding van B. tropicus oor 'n baie wyer geografiese gebied sal strek.

Slegs 'n baie geringe vertikale migrasie kan vir die spesie verwag word, met ander woorde die posisie van die slakspesie sal redelik konstand bly in 'n gegewe habitat.

Die eierproduksie van L. natalensis was nie aan sulke drastiese veranderinge onderwerp by die verskillende temperature soos in die geval van B. tropicus nie. Volgens die bevolkingsparameters het die bepalende tempo van toename vir L. natalensis, in teenstelling met B. tropicus slegs geringe veranderinge by die onderskeie temperature getoon. Wat eier-

produksie betref, is L. natalensis skynbaar beter aangepas aan verandering in temperatuur. Dit wil dus voorkom asof die spesie 'n meer eweredige en stabiele bevolkingsverspreiding sal hê. In die geval van B. tropicus kan 'n baie groter fluktuasie in die bevolkingsdigtheid gedurende die verskilende tye van die jaar, as gevolg van die direkte korrelasie tussen eierproduksie en temperatuur verwag word.

Dit is egter gevaaarlik om slegs op grond van 'n temperatuurstudie finale gevolgtrekkings te maak aangesien ewe belangrike faktore soos die chemiese samestelling van die water, substratumvoorkeur, voedselvoorkeur, die moontlikheid van geografiese rasse of subspesies, ens. ook tot die verskille tussen die twee spesies mag bydra.

11. OPSUMMING

- (1) Die verskil in die verspreidingspatroon van L. natalensis en B. tropicus het dit noodsaaklik gemaak om vas te stel of temperatuur een van die faktore kan wees wat hierdie verspreidingspatroon bepaal.
- (2) Die apparaat wat in hierdie ondersoek ontwerp is, is sodanig beplan dat elke akwariumeenheid minstens 30 individue per spesie per akwarium kon neem.
- (3) Waarnemings is oor tydperke wat van 8 tot 15 tweeweek-periodes gewissel het by 30° , 27° , 25° , 21° , 18° , 15°C en kamertemperatuur genaak.
- (4) Die water is maandeliks chemies ontleed. Gedurende die verloop van die ondersoek is ook een 24 uurwaterontleding gedoen. Uit die resultate aldus vekry, het geblyk dat die

sirkulasie van die water van groot belang was om die opgeloste suurstofwaardes relatief hoog te hou.

(5) Die eiers van B. tropicus het deurgaans \pm 6 dae gouer uitgebroei as die vir L. natalensis terwyl laasgenoemde spesies 'n hoër uitbroeipersentasie gehad het. Met daling in temperatuur het die uitbroeityd van beide spesies langer geword.

(6) Voedsel van beide spesies het bestaan uit alge en diatome wat met gekookte slaaiblare aangevul is. 'n Besliste verskil tussen die voedselvoorkeure van L. natalensis en B. tropicus is waargeneem. L. natalensis het by voorkeur op alge en diatome gevoed en in 'n mindere mate op slaaiblare, terwyl B. tropicus ewe geredelik van albei voedselsoorte gebruik gemaak het.

(7) Die cierproduksie en oorlewing van beide spesies by 27° , 25° , 21° , 18° en 15°C word in die vorm van lewenstabelle aangebied.

(8) Met die lewenstabelle as uitgangspunt is die volgende bevolkingsparameters saangestel: Bepaalde tempo van toename R, intrinsieke tempo van toename r, netto voortplantingstempo Ro en gemiddelde generasie tyd G.G.T.

(9) Volgens die lewenstabelle en die berekende bevolkingsparameters skyn B. tropicus 'n baie wyer omvang van vedraagsaamheid ten opsigte van temperatuur te hê as L. natalensis.

(10) Konstante temperatuur van 25°C en hoër skyn hoogs ongeskik vir die suksesvolle voortbestaan van L. natalensis te wees. Optimum temperatuur vir laasgenoemde spesies is by 18°C verkry.

- (11) Alhoewel die maksimale eierproduksie per tydseenheid van *B. tropicus* by 27°C verkry is, skyn 21°C optimaal vir die spesies te wees.
- (12) As gevolg van sy wyer ontvanklikheid ten opsigte van temperatuur kan verwag word dat *B. tropicus* oor 'n groter geografiese gebied as *L. natalensis* sal voorkom.
- (13) *L. natalensis* mag 'n groter mate van vertikale migrasie gedurende verskillende tye van die dag en nag in 'n gegewe habitat vertoon, terwyl *B. tropicus* hom makliker op 'n bepaalde vlak sal kan handhaaf.
- (14) Groeisnelheid van die individuele slakke is naandeliks bepaal deur gewig as maatstaf te neem
- (15) Die beste groeikromme vir *L. natalensis* is by 18°C en vir *B. tropicus* by 21°C verkry.

12. BEDANKINGS

Ek wil van hierdie geleentheid gebruik maak om my oopregte dank en waardering uit te spreek teenoor prof. J.A. van Eeden vir sy hooggewaardeerde leiding, belangstelling en inspirasie; prof. P.A.J. Ryke vir sy oopregte belangstelling en advies, mnr. J.L. Aucamp vir sy gewaardeerde advies en hulp by die beplanning en bou van die apparaat; dr. H.J. Schoonbee en mnr. C. Combrinck vir hul hulp met die statistiese verwerkings, mev. M. Aucamp vir die tik van die manuskrip en die W.N.N.R. vir die daarstelling van fondse waardeur hierdie ondersoek moontlik gemaak is.

13. LITERATUURLYS

- ABDEL MALEK, EMILE T., (1956) Factors conditioning the habitat of bilharziasis intermediate hosts of the family Planorbidae. Bull. Wld. Hlth. Org. 26.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH L.C. (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago University Press.
- * AYAD, N. (1956) Bilharziasis survey in British Somaliland, Eritrea, Ethiopia, Somalia, the Sudan and Yemen. Bull. Wld. Hlth. Org. 14, 1-117.
- * CHERNIN, E. & MICHELSON, E.H. (1957) Amer. J. Hyg. 65, 57.
- CLAUGHER, D. (1960) The transport and culture of snails intermediate hosts of schistosoma haematobium. Ann. trop. Med. Parasit. 54, 333-337.
- * COWPER, S.G. (1946) Some notes on the maintenance and breeding of schistosome vectors in Great Britain with special referance to Planorbis guandabouensis, Ann. Trop Med. Parasit. 40, 163-170.
- * DAMAS, H. (1954) Etude limnologique de quelques lacs ruandais II. Etude thermique et chimique. Mémoires Inst. royal colonial belge, Section Sciences naturelles et médicales. Bruxelles, 24, 116.
- DESCHIENS, R. (1956) Factors governing the habitat of bilharzia snail vectors. Bull. Wld. Hlth. Org. 23.
- FRANK, G.H. (1963) Some factors affecting the fecundity of Biomphalaria pfeifferi (Krauss) in glass aquaria. Bull. Wld. Hlth. Org. 29, 531-537.
- * GORDON, R.M., DAVEY, T.H. en PEASTON, H. (1934) Transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the schistosomes concerned, S. mansoni and S. haematobium. Ann. trop. Med. Hyg. 28, 323 - 419.

- LESLIE, P.H. en RANSON,
R.M. (1940) The mortality, fertility and rate
of natural increase of the vole
(*Microtus agrestis*) as observed
in the laboratory. *J. Anim. Ecol.*
9, 27-52.
- LESLIE, P.H. en PARK, T.
(1949) v The intrinsic rate of natural
increase of Tribolium castaneum
Herbst. *Ecology*. 30, 469-477.
- * Mc MULLEN, D.B. (1947) Control of Schistosomiasis japonica.
I. Observations on the Habits
ecology and life cycle of Oncomelania quadrasi the molluscan inter-
mediate host of *Schistosoma japonicum* in the Phillipine Islands.
Amer. J. Hyg. 45, 259-273.
- SHIFF, C.J. (1964) Studies on Bulinus (Physopsis)
globosus in Rhodesia: I. The
influence of temperature on the
intrinsicrate of natural increase.
Ann. trop. Med. Parasit. 58, 94-104.
- SHIFF, C.J. (1964) II. Factors influencing the rela-
tionship between age and growth.
Ann. trop. Med. Parasit. 58, 106-115
- SIMPSON, G.G. ROE, A. en Quantitative Zoology. Harvart,
LEWONTIN, R.C. (1960) Brace and Company, New ork.
- SLOBODKIN, L.B. (1961) Growth and relations of animal
populations. Holt, Rinekort and
Winston. New York.
- VAN EEDEN, J.A. en Distributional trends of four
COMBRINCK, C. (1965) species of freshwater snails in
the Republic of South Africa with
special reference to the inter-
mediate hosts of Bilharzia (in druk)
- * VAN SOMEREN, V.D. (1946) The habitate and tolerance ranges
of Lymnaea (Radix) caillaudi, the
intermediate snail host of liver
fluke in East Africa. *J. Anim.*
Ecol. 15, 170-197.
- * VON BRAND, T. NOLAN, M.O. Observations on the respiration
en MANN, E.R. (1948) of Australorbis glabratus and some
other aquatic snails. *Biol Bull.*
95, 199-213.
- * WATSON, J.M. (1950) Studies on bilharziasis in Iraq.
Part V. Habitat of the vector
snail, Bulinus truncatus, and its
distribution in relation to the
irrigation system. *J. roy Fac.*
Med. Iraq. 14, 148-185.

WEBBE, G. (1962)

The transmission of Schistosoma haematobium in an area of Lake Province, Tanganyika. Bull. Wld. Hlth. Org. 27, 59-85.

WRIGHT, C.A. (1960)

The crowding phenomenon in laboratory colonies of freshwater snails. Ann. trop. Med. Parasit. 54, 224-232.

* Nie in die oorspronklike gosien nie.